ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

7

ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев, К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров (*зам. главного редактора*), Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev, K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov (*Associate Editor*), G. P. Yakovlev

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева, Л. Д. Колосова* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 6: 30.06.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 30.06.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.0. Уч.-изд. л. 15.2. Тираж 341 экз. Тип. зак. № 1101. С 114

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2009 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2009 г.

УДК 582.757.2

© Д. В. Гельтман

К СИСТЕМАТИКЕ КОМПЛЕКСА ВИДОВ ИЗ РОДСТВА *EUPHORBIA ILLIRICA* (*EUPHORBIACEAE*)

D. V. GELTMAN. ON THE TAXONOMY OF THE *EUPHORBIA ILLIRICA* (*EUPHORBIACEAE*) AFFINITY COMPLEX

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс 346-36-43
E-mail: geltman@binran.ru

Поступила 22.12.2008

Рассмотрена систематика и география комплекса таксонов, близких к *E. illirica* Lam. (=*E. villosa* Waldst. et Kit. ex Willd.). Предлагается в пределах комплекса выделять 8 видов: *E. carpatica* Wołoszcz., *E. austriaca* A. Kerner, *E. sojakii* (Chrtek et Křisa) Dubovik, *E. tauricola* Prokh., *E. procera* Bieb., *E. valdevillosocarpa* Arvat et Nyárády, *E. illirica* Lam., *E. semivillosa* Prokh. На примере этой группы растений анализируются проблемы, возникающие при таксономической интерпретации комплексов близких эколого-географических рас.

Ключевые слова: *Euphorbia*, комплекс видов родства *Euphorbia illirica*.

В систематике видов, близких к *Euphorbia illirica* Lam. (ранее для этого вида чаще всего применялось название *E. villosa* Waldst. et Kit. ex Willd.), имеется довольно много спорных вопросов. В основном они касаются разграничения и статуса очень близких эколого-географических рас, образующих этот комплекс, есть проблемы номенклатурного характера.

В настоящей работе сделана попытка представить оригинальную интерпретацию взаимоотношений таксонов в рассматриваемом комплексе, причем впервые в его полном объеме, хотя более пристальное внимание уделено территории Восточной Европы и Кавказа. Основным материалом для работы служили фонды Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), привлечены данные ряда других гербарных коллекций (BP, KRA, KRAM, KW, MA, P, PR, SAV, SLO, TBI, TBA и др.). На примере этой группы рассмотрены некоторые более общие вопросы таксономической интерпретации подобных комплексов.

Отграничение комплекса и история его изучения

Рассматриваемые таксоны относятся к подсекции *Lutescens* Prokh. секции *Chamaebuxus* Lazáro (= секция *Tulocarpa* (Raf.) Prokh.). На фоне других видов этой секции растения, принадлежащие к рассматриваемому комплексу, заметно выделяются отсутствием выростов на поверхности завязей и плодов либо наличием лишь незначительных таких образований — небольших бородавок и гребневидных складок. Как правило, все растения в той или иной мере опушены довольно длинными простыми волосками. Среди других видов секции гладкие завязи и плоды имеют только среднеазиатский *E. lamprocarpa* Prokh. (от рассматриваемых видов отличается полным отсутствием опушения стебля и листьев, формой листовых пластинок, очень редким опушением внутренней стенки циатия, характером развития пазушных вегетативных побегов и др.) и западносредиземноморский *E. coralloides* L.

C. Linnaeus в «Species Plantarum» (1753) описал 10 видов из секции *Chamaebuxus*, которая в ее нынешнем понимании (Гельтман, 2007, 2008) насчитывает 95 видов. Довольно странно, что представители рассматриваемого комплекса, в целом не столь уж редкие в Европе, не попали в поле зрения Линнея. Возможно, он относил их к описанному из Сибири *E. pilosa* L., в синонимике которого цитировались и полиноминалы европейских видов. Попытки применения данного названия к рассматриваемому комплексу будут затронуты ниже.

Название *E. illirica* Lam. ввел в научный оборот J. B. Lamarck (1788), и, как оказалось, именно оно является приоритетным для наиболее известного вида данного комплекса. Однако это название до самого последнего времени не использовалось, возможно, из-за самого эпитета, который подразумевал локальный балканский вид, хотя Lamarck указывал, что его вид распространен более широко (см. ниже).

Название *E. villosa* Waldst. et Kit. ex Willd., которое чаще всего применялось к наиболее широко известному виду рассматриваемого комплекса, было обнародовано в издании «Species Plantarum», дополненном и переработанном C. L. Willdenow (1799). Авторство вида было приписано известным исследователям флоры Венгрии (в границах Венгрии как составной части Австро-Венгерской империи, которые существенно отличаются от таковых современной Венгерской Республики) F. A. Waldstein, P. Kitaibel, которые позже опубликовали подробное описание и рисунок этого вида в своем знаменитом издании (Waldstein, Kitaibel, 1802).

Уже в момент публикации первоописания были заложены некоторые будущие проблемы в систематике этого вида. Связано это с указанием у Willdenow (1799), повторенном в кратком диагнозе у Waldstein, Kitaibel (1802) на наличие у *E. villosa* бородавок на поверхности плодов («capsulis glabris verrucosis»), хотя специально было подчеркнуто отсутствие длинных выростов («papillis elongatis»). В то же время в расширенном диагнозе у Waldstein, Kitaibel (1802) имеется указание «capsula nequaquam verrucosa», а на рисунке нет никаких признаков «бородавчатости» плода, хотя имеется его специальное детальное изображение.

Вскоре после описания *E. villosa* C. C. Gmelin (1806) описывает из герцогства Баден *E. mollis* C. C. Gmel., у которого, согласно авторскому диагнозу, поверхность плода волосистая, но не бородавчатая («capsulis non verrucosis, longe pilosis»). Он показывает отличия своего вида от *E. pilosa*, но не упоминает *E. villosa*. В дальнейшем это название, насколько мне известно, обычно не принималось и только цитировалось в синонимике. Интересно, что в современной флоре земли Баден-Вюртемберг (Demuth, 1992), к которой в основном относится территория, изучавшаяся Gmelin, виды рассматриваемого комплекса не упоминаются вообще.

Через несколько лет F. M. Bieberstein описал с Кавказа *E. procera* Bieb., также относящийся к рассматриваемому комплексу. Как классическое местонахождение он первоначально указал территорию по Тереку между Кизляром и Моздоком (Bieberstein, 1808), а затем отметил (Bieberstein, 1819), что описанный вид встречается в южной части Российской Империи, но заметно варьирует по ширине и опушению листа. *E. villosa* Bieberstein отличал от своего вида как раз по признаку «бородавчатости» поверхности плодов. Интересно, что он (Bieberstein, 1819) привел для Крыма *E. pilosa*, хотя отметил некоторые отличия крымских растений от сибирских.

E. villosa был принят в сводке по флоре Австро-Венгрии (Host, 1831), однако позднее W. D. J. Koch (1837) предложил для этого таксона название *E. procera* и выделил в нем 4 разновидности: «типовую» α. с диагнозом «capsulis laevibus glabris», в синонимы которой помещено название *E. villosa* в смысле Waldstein, Kitaibel (1802), но не Willdenow (1799); β. *trichocarpa*, характеризующуюся более или менее волосистой завязью; γ. *tuberculata* с диагнозом «capsulis sparsim minute tuberculatis, ceterum glabris» и синонимом *E. villosa* исключительно в смысле Willdenow (1799); δ. *lasiocarpa*, сходную с предыдущей, но имеющей еще и волосистые завязи. Следует отметить, что Koch в характеристике завязей заменил прилагательное «verrucosus» на «minute tuberculatus», что позволяло относить к рассматриваемому виду более широкий круг объектов.

По-видимому, из-за некоторой противоречивости в описаниях *E. villosa* и *E. procera* исследователи обратили внимание на возможность применения к рассматриваемому таксону линнеевского названия *E. pilosa*. Такая трактовка была принята A. Neilrech (1859), а затем и в классических работах E. Boissier (1862, 1879), которые послужили примером для других исследователей, в частности, для первого конспекта флоры Европы (Nyman, 1881). До сих пор в некоторых классических европейских гербариях рассматриваемые растения можно найти под названием *E. pilosa*.

Столь широкое толкование сибирского *E. pilosa*, который характеризуется, в отличие от видов рассматриваемого комплекса, выраженными длинными выростами на завязях и поверхности плодов, является явно ошибочным, на что обратили внимание в первую очередь отечественные ботаники, имевшие хорошие коллекционные материалы из Сибири. В русской литературе второй половины XIX—начала XX вв. для восточноевропейских и кавказских представителей исследуемого комплекса название *E. pilosa* не использовалось: иногда применялось название *E. villosa* (Сырейщиков, 1907), но чаще — *E. procera* (Ledebour, 1850; Шмальгаузен, 1897; Федченко, Флеров, 1910; Литвинов, 1922). Развернутая и убедительная аргументация невозможности применения названия *E. pilosa* к рассматриваемому комплексу приведена Д. И. Литвиновым (1916). После недавно проведенной лектотипификации (Geltman, 2007) есть все основания применять название *E. pilosa* исключительно к сибирским растениям.

В конце XIX в. был сделан первый шаг в выделении таксонов комплекса, приуроченных в основном к горным системам. A. Kerner (1875) описал *E. austriaca* A. Kern. — горную альпийскую расу, отличающуюся от преимущественно равнинного *E. villosa* всегда опушенными завязями и плодами, имеющими в зрелом состоянии также мелкие бородавки. Возможно, именно такие растения Koch (1837) относил к *E. procera* var. *tuberculata*. Позднее E. Wołoszczak (1892) описывает *E. carpatica* — высокогорную, но восточнокарпатскую расу, отличающуюся более заметными, иногда почти гребневидными короткими сосочковидными выростами на поверхности плодов.

Многие новации в систематику рассматриваемого комплекса были внесены Я. И. Прохановым — монографом рода для «Флоры СССР». С крайнего восточного предела распространения всего комплекса им был описан *Tithymalus semivillosus* Prokh. (= *E. semivillosa* Prokh., nom. alt.), родственный *E. villosa*, но отличающийся всегда голыми стеблями и сравнительно узкими листьями (Проханов, 1933). Позднее он описывает из Крыма *E. tauricola* Prokh. (Проханов, 1949), характеризующийся также голыми стеблями, но имеющий довольно широкие эллиптические листья. Что же касается кавказских растений, то сначала Проханов (1933, 1941) настаивал на их самостоятельности и применении к ним названия *E. procera*, но затем (возможно, под влиянием редколлегии «Флоры СССР») отнес последнее к синонимам *E. villosa* (Проханов, 1949). В целом же, согласно Проханову (1949), рассматриваемый комплекс на территории бывшего СССР представлен следующими таксонами: *E. villosa* (Западная Украина, Молдавия, Кавказ), *E. semivillosa* (лесостепные и степные районы примерно от Днепра до Урала), *E. tauricola* (Горный Крым), *E. carpatica* (Восточные Карпаты).

В первой половине XX в. были описаны еще два вида из рассматриваемого комплекса, оба характеризующиеся волосистыми плодами. Сначала в «Польской флоре» (Raciborski, 1921) из Западной Украины (Волыни и Подолии) был описан *E. volhynica* Besser ex Racib., в общих чертах соответствующий, согласно его автору, описанию *E. mollis* C. C. Gmel. у В. Бессера (Besser, 1822), но в то же время приближающийся по отдельным признакам к *E. austriaca*. Позднее из Бессарабии описывается *E. valdevillosocarpa* Arvat et Nyárády, характеризующийся чрезвычайно густым опушением как завязей и плодов, так и всего растения (Nyárády, 1936).

Изучению высокогорных представителей данного комплекса из Карпат был посвящен целый ряд работ чешских ботаников (Soják, 1960; Chrtek, Křísa, 1970a). Выяснилось, что на территории Восточных Карпат в Словакии и на Украине встречается наряду с *E. carpatica* (отмеченным только на Украине и в Румынии) раса *E. austriaca* subsp. *sojakii* Chrtek et Křísa, позже повышенная в ранге до вида *E. sojakii* (Chrtek et Křísa) Dubovik.

Специальный обзор видов комплекса *E. villosa* s. l. для Центральной Европы осуществил A. Polatschek (1971). Он показал отграничение видов комплекса от *E. palustris* L., признал самостоятельность *E. austriaca*, отметил растения, являющиеся, с его точки зрения, гибридами *E. palustris* и *E. villosa*.

Заметный вклад в изучение рассматриваемого комплекса внесли украинские ботаники. М. В. Клоков (1955) описал с запада Украины новый вид *E. pseudovillosa* Klok. (позже, по номенклатурным соображениям, переименованный в *E. klokovii* Dubovik), отличая его как от более восточного *E. semivillosa*, так и от *E. villosa* s. str. О. Н. Дубовик с соавт. (Дубовик, Крицька, Мороз, 1972; Дубовик, 1976; Дубовик, Клоков, 1977) довольно много занималась изучением таксонов, входящих в рассматриваемый комплекс, причем не только на территории Украины, описала с Кавказа новый вид *E. caucasica* Dubovik. Если резюмировать ее работы, то картина комплекса представляется примерно такой: *E. villosa* s. str. — Зап. Европа, на территории бывшего СССР не встречается; *E. volhynica* (довольно густо опушенные плоды, стебель и листья опушенные) и *E. klokovii* (плоды голые, стебель и листья опушенные) — Западная Украина; *E. valdevillosocarpa* (очень густо опушенные плоды, стебли и листья) — главным образом Молдавия; *E. austriaca* — Альпы; *E. sojakii*, *E. carpatica*, *E. jasiewiczii* (Chrtek et Křísa) Dubovik — Карпаты; *E. semivillosa* — степные районы Левобережной Украины и Европейской России; *E. tauricola* — Горный Крым и Северо-Западное Закавказье; *E. caucasica* — Северо-Западное Закавказье, *E. procera* — остальные районы Кавказа. Отдельные виды комплекса были также затронуты в работах А. Ф. Райлян (1972, 1973), занимавшейся изучением систематики рода *Euphorbia* в Молдавии.

Подход украинских авторов является, пожалуй, крайним проявлением «дробительства» в изучении систематики рассматриваемой группы растений. Крайним же проявлением «укрупнительства» явилась обработка в «Европейской флоре» (Radcliffe-Smith, Tutin, 1964), где весь комплекс представлен одним видом *E. villosa* с многочисленными синонимами (правда, *E. austriaca*, *E. carpatica*, *E. semivillosa* и *E. tauricola* с пометкой «incl.»), хотя и с замечанием, что в пределах этого вида могут быть выделены подвиды.

Наконец, последние новации в номенклатуру комплекса были внесены в ходе подготовки конспекта сем. *Euphorbiaceae* в полном объеме (Govaerts et al., 2000), где для вида, ранее известного как *E. villosa*, было предложено приоритетное название *E. illirica*. Этот таксон был описан по культивируемым образцам, происхождение которых, строго говоря, не вполне ясно, так как Lamarck (1788) указывал для своего вида довольно широкое распространение («croit vraisemblalement dans la Dalmatie, la Sibérie & c.») и сравнивал как с *E. palustris* («Euphorbe de marais»), так и с *E. pilosa*. Данное название было упомянуто Boissier (1862) и Nyman (1881) как синоним *E. pilosa*. Изучение типа этого вида в гербарии Ж.-Б. Ламарка (P) показало, что он и тип *E. villosa* относятся к одному и тому же виду.

Подходы к таксономической интерпретации сложных комплексов близких рас

Как было отмечено выше, разброс мнений в трактовке систематики рассматриваемого комплекса очень широк: от предельного укрупнительства (весь комплекс — один полиморфный вид) до признания в качестве видов мелких рас и морфологических вариантов, в результате чего только для территории Украины и Молдавии приводилось 7 видов. Имеется и целый ряд «переходных» трактовок между этими крайними точками зрения, в том числе и с использованием категории подвида.

Сложность таксономической интерпретации комплекса связана с тем, что морфологические признаки, по которым отличаются расы, как правило, имеют количественный характер и между ними не всегда есть ясный морфологический разрыв. Изменчивость вообще преподносит самые неожиданные сюрпризы: иногда (хотя и редко) в Испании, Венгрии, Польше или на Кавказе можно найти особи, не отличающиеся от растений с востока Европейской России.

Данный комплекс — лишь один из примеров ситуаций, которые Клоков (1980) образно назвал «таксономическими узлами», понимание которых нередко достигается лишь усилиями «нескольких поколений исследователей». При их тщательной проработке, как правило, убеждаешься, что «у каждого систематика своя правда» и рациональные зерна можно найти в позиции как «укрупнителя», так и «дробителя». По-видимому, практически любой систематик приведет подобные примеры, причем отметит, что новый исследователь, прорабатывая как уже известный, так и недавно поступивший материал, применяя новые методы исследования и анализируя новые признаки, успешно решает, как правило, все-таки частные задачи, но не может представить трактовку «узла», которая стала бы более или менее общепринятой и разрешила давно осознанные, хотя и не всегда высказываемые проблемы и противоречия.

В трактовке подобных комплексов очень важно формирование у исследователя «образа» таксона, что хорошо было показано Р. В. Камелиным (2004). Добавлю, весьма значительную роль в построении «образа» играет характер изменчивости растений на конкретной территории.

В случае сложных комплексов с неясной филогенией вряд ли в принципе может быть найден адекватный таксономический язык, так как любое решение имеет свои недостатки, поскольку «отбрасывает» определенный пласт информации. В случае укрупнительства (крупный вид без признания подвидов) преувеличивается значение «переходных» форм, а наличие реальных, пусть и не вполне хорошо отграниченных рас игнорируется. Применение категории подвида иногда оправданно, хотя во многих случаях не снимает проблемы, так как, во-первых, часто «вводит в искушение» признания все более мелких и плохо отграниченных рас, а, во-вторых, является завуалированной формой снятия ответственности с исследователя (ведь всегда можно определить растение только до вида). Признание же в качестве вида не вполне отграниченных географических рас, неплохо различаемых монографом, у которого уже сложились «образы» таксонов, часто ставит в тупик начинающего флориста или иного пользователя ботанической информации.

Причина данной ситуации, с моей точки зрения, состоит главным образом в том, что принципы формальной логики, на которых основаны современные таксономические классификации, вряд ли могут быть использованы, чтобы с исчерпывающей полнотой описать все аспекты такого сложного явления, как таксономическое разнообразие, особенно в случае комплексов близких рас. Это не означает отказ от систематики и номенклатуры (ничего лучшего не придумано!), просто данный факт надо иметь в виду и находить иные способы (примечания, графики, иллюстрации и т. п.) максимально адекватного описания того, что видит исследователь.

Принимая решение о трактовке данного комплекса (см. ниже), я придерживался следующих принципов.

1. Для обозначения географических рас, существование которых обосновывается как отличиями по отдельным морфологическим признакам, так и по их комплексу («образу» таксона), применяется категория вида. При этом важное значение придается характеру изменчивости (или структуре разнообразия) на определенной территории.

2. При прочих равных условиях существенное значение имеет географический фактор, особенно в случае наличия у морфологических форм достаточно ясно выраженной географической определенности. Признается, что в отдельных случаях географический признак может иметь приоритет над морфологическим. Например, в случае наличия единичных особей, сходных (а порой и идентичных) с видом А, в области обитания вида В (при отсутствии отличий в характере обитания), они все-таки относятся к последнему.

3. Принимая свою трактовку, автор обработки может (и, скорее всего, должен) отметить, какие иные трактовки с использованием других подходов, с его точки зрения, допустимы, а какие принципиально невозможны.

Я вполне сознаю уязвимость предложенных принципов, однако считаю, что в случае анализа сложных таксономических комплексов они всегда должны быть декларированы, так как в ином случае неизбежно возникают проблемы совместимости концепций.

Характер изменчивости и расовая структура комплекса

Просмотр довольно значительного гербарного материала позволяет сделать вывод, что в пределах комплекса *E. illirica* наблюдается заметное варьирование, главным образом по признакам опушения, наличия и степени развития бородавок, выростов или гребневидных складок на поверхности завязей и плодов, форме и размерам стеблевых листьев, а также размерам плодов и семян. Следует отметить, что наличие бородавок и выростов, интенсивность опушения завязей (плодов), стебля и листьев являются независимыми признаками. При этом признаки опушения отдельных органов могут быть хорошо выдержаны у одной географической расы, а у другой, весьма близкой, изменчивы. Хорошим примером является наличие только голых стеблей у *E. semivillosa* и *E. tauricola*, в то время как у *E. illirica* и *E. procera* встречаются растения как с голыми, так и опушенными стеблями.

В пределах комплекса можно выделить две группы близких рас, которые я (в значительной мере условно) называю равнинными и горными; первые обычно имеют гладкие, без бородавок, выростов и складок, завязи и плоды, а вторые выделяются такими образованиями. В целом наибольшее разнообразие и таксономическая сложность комплекса наблюдается в тех районах, где горные системы близко контактируют со степными, лесостепными или близкими по характеру сообществами.

Распространение и изменчивость *E. Illirica*. Отграничение *E. semivillosa* и *E. valdevillosocarpa*

Основная проблема в систематике «равнинных» представителей комплекса связана с решением вопроса о том, что собой представляет «настоящий» *E. illirica*. Помимо того, что этот вид весьма вариабилен, его ареал (даже при понимании вида в узком смысле) фрагментарен и для каждого из фрагментов характерна некоторая специфика в характере изменчивости.

Крупнейший фрагмент ареала *E. illirica* находится на территории Среднедунайской (Паннонской) низменности (откуда был описан *E. villosa*) и окружающих ее горных систем (включая северную часть Балкан). Анализируя гербарные материалы из этого региона, можно прийти к заключению, что здесь более обычны растения с голым стеблем и завязями; особи с опушенным стеблем и листьями встречаются несколько реже, какая-либо их географическая приуроченность не выявляется. Что касается размеров листьев, то их длина составляет главным образом 4—7 см, хотя изредка может достигать 8—10 см, ширина — 1—2.5 см, относительная длина (отношение длины к ширине) — 2—5, у единичных особей — до 8 (рис. 1, *1*). Примером последних является узколистное растение, напоминающее восточноевропейский *E. semivillosa* (например, Budapest II, in silva caedua sub monte «Kecske-hegy», versus viam «Görgényi ut», 14 V 1993, L. Felfoldy (BP)), отличающееся от последнего, однако, опушенным стеблем.

Другой заметный фрагмент ареала *E. illirica* охватывает почти всю Францию (кроме севера и северо-востока) и север Испании. Здесь характер изменчивости несколько иной: в целом больше растений с опушенным стеблем и завязью, несколько чаще встречаются особи с длинными (свыше 8 см) и довольно узкими (относительная длина более 5) листьями (рис. 1, *2*). Эта особенность не оказалась незамеченной: длиннолистные растения были описаны как *E. pilosa* var. *longifolia* Rouy (= *E. villosa* var. *longifolia* (Rouy) O. Bolòs et Vigo).

От паннонской части ареала горными системами Карпат отграничен еще один фрагмент ареала *E. illirica*, расположенный на юге Польши и западе Украины. Пожалуй, статус растений из этого фрагмента наиболее дискуссионен, к ним применялись названия *E. villosa*, *E. volhynica*, *E. klokovii*. Характер изменчивости здесь сходен с паннонскими растениями, но имеются и некоторые отличия: сравнительно чаще встречаются особи с опушенным стеблем, а также более или менее узколистные формы с различным характером опушения (рис. 1, *3, 4*).

Несмотря на некоторые отличия в характере изменчивости, основная часть растений из упомянутых фрагментов ареала все-таки весьма сходна. С учетом этого я предлагаю всех представителей рассматриваемого комплекса из упомянутых выше фрагментов ареала относить к одному виду *E. illirica*, а его синонимами считать *E. villosa*, *E. volhynica* и *E. klokovii*.

К востоку от 30° в. д. встречается морфологически достаточно однородная раса (*E. semivillosa*), характеризующаяся всегда голым стеблем и сравнительно узкими

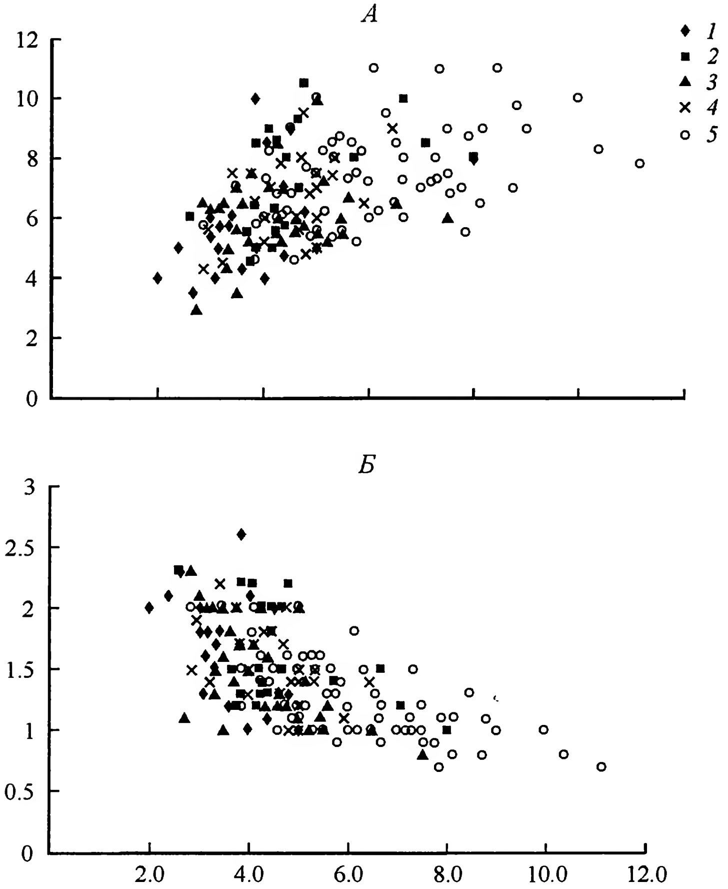


Рис. 1. Варьирование признаков листа у *Euphorbia illirica* (*1*—*4*) и *E. semivillosa* (*5*).

По оси абсцисс (*А*, *Б*) — относительная длина листа, по оси ординат: *А* — длина листа, см; *Б* — ширина листа, см. Происхождение материала *E. illirica*: *1* — Среднедунайская низменность (по данным BP), *2* — Испания (MA, BC), *3* — Польша (KRAM, KRA, LBL), *4* — Украина (KW).

листьями (относительная длина обычно более 5, ширина листа, как правило до 1.5 см) (рис. 1, *5*). Характер опушения листьев, правда, довольно сильно варьирует, но плоды и завязи обычно голые, растения даже с немногочисленными волосками на них встречаются редко.

Ареалы *E. illirica* и *E. semivillosa* на территории Украины, Молдавии и южной Белоруссии почти не перекрываются и разграничены, как уже указывалось, примерно по меридиану 30° в. д. (рис. 2). К востоку встречаются в основном растения с голыми стеблями и более узкими листьями (*E. semivillosa*), к западу — с опушенными стеблями и более широкими листьями (*E. illirica*). Те и другие встречаются по р. Южный Буг примерно от Брацлава до Первомайска, но, если судить по данным гербариев, голо- и опушенностебельные растения встречаются все же в разных местонахождениях. Совместное произрастание таких форм мне известно только в Киевской обл. по р. Тетерев (Київська обл., м. Іванків, схил до заплавы Тетерева, 17 VI 1975, М. Бортняк (KW)) и Сумской обл. на участке Украинского степного заповедника «Михайловская целина» (Сумська обл., Штепівський р-н, степовий заповідник «Михайлівська цілина, 26 VI 1953, С. С. Харкевич (LE)).

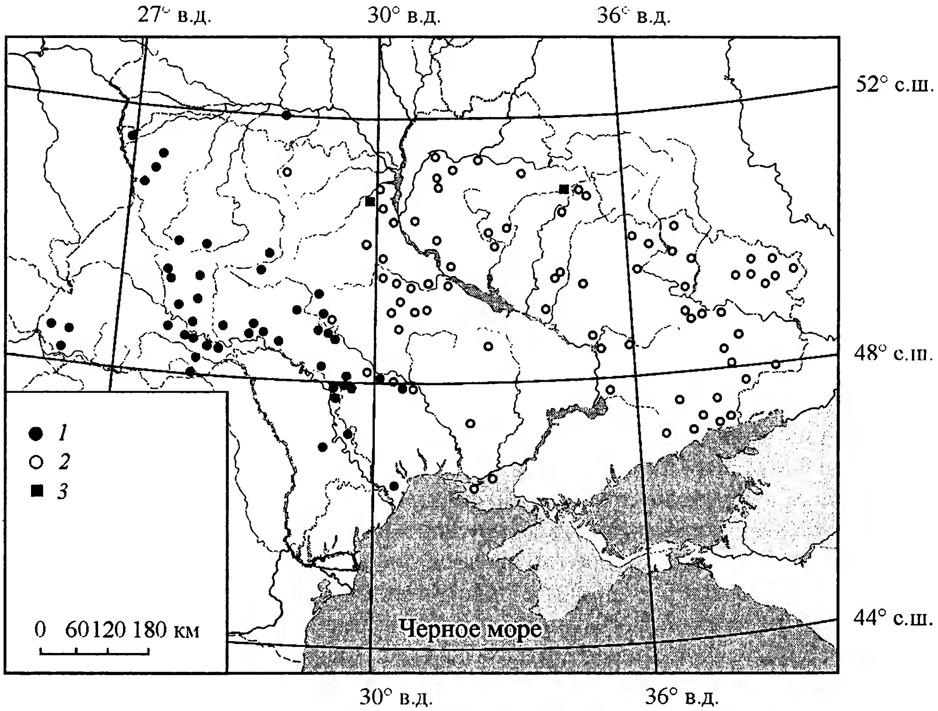


Рис. 2. Распространение *Euphorbia illirica* (*1*), *E. semivillosa* (*2*) на территории Украины, Белоруссии и Молдавии и места совместного произрастания указанных видов (*3*).

Интересно, что если среди *E. illirica* на Волыно-Подолии (вблизи восточной границы ареала и в месте контакта с *E. semivillosa*) встречаются почти исключительно растения с опушенным стеблем, то далее на запад становится все больше голостебельных форм: они появляются на возвышенности Расточе и Малопольской возвышенности, а в Паннонии они, как указывалось, преобладают.

Наконец, наиболее своеобразной расой из «равнинных» представителей комплекса являются растения из Молдовы в широком понимании этого географического термина (территория между Серетом и Днестром в пределах Румынии и Республики Молдова), у которых интенсивно опушены все части растения, но наиболее густо — завязи и плоды (*E. valdevillosocarpa*). Помимо этого, данные растения отличаются и более крупными плодами и семенами (обычно 2.9—3.2 мм дл.), что их сближает с кавказскими представителями.

А. Ф. Райлян (1972) синонимизировала *E. volhynica* с *E. valdevillosocarpa*. С моей точки зрения, учитывая признаки типовых образцов, целесообразнее относить *E. volhynica* к синонимам *E. illirica*.

«Горные» представители комплекса

Среди «горных» представителей комплекса наиболее ясно выделяется *E. carpatica*, отличающийся хорошо выраженными короткими выростами по поверхности плодов. Необходимость его признания в ранге вида обоснована в нескольких работах (Polatschek, 1971; Дубовик и др., 1972; Гельтман, 1998).

Как основное отличие *E. austriaca* и *E. sojakii* от других таксонов рассматриваемого комплекса обычно приводится наличие небольших бородавок и довольно длинных волосков на поверхности плодов. Мои наблюдения показывают, что иногда вместо бородавок или наряду с ними имеются гребневидные складки поверхности плода, обычно вдоль швов, по которым плод растрескивается. Редко поверхность плода бывает почти голой и гладкой. Еще одним отличием, правда, не всегда выдержанным, является более густое расположение довольно крупных (нередко 8—11 см дл.) стеблевых листьев в верхней части стебля, нередко почти скрывающих лучи верхушечного зонтиковидного соцветия. Относительная длина стеблевых листьев обычно не превышает 4.5, лишь иногда достигает 5—6. Различия между *E. austriaca* (Альпы) и *E. sojakii* (Карпаты) незначительны и не до конца выяснены, хотя этому посвящено несколько работ (Soják, 1960; Chrtek, Křísa, 1970a). Представляется, что целесообразность таксономического разграничения этих рас требует дополнительного изучения на более обширном материале, что отмечалось мною ранее (Гельтман, 1998).

Кавказские и крымские расы рассматриваемого комплекса также неплохо выделяются на фоне остальных его компонентов. Кавказские растения (*E. procera*) обычно имеют довольно хорошо выраженные складки на поверхности плодов (хотя иногда встречаются растения и с практически гладкой поверхностью). Кроме того, семена и плоды у них обычно крупнее, хотя и по этому признаку есть промежуточные формы с другими расами. Признаки опушения завязи и стеблей встречаются практически во всех возможных комбинациях.

Преимущественно крымская раса (*E. tauricola*) характеризуется всегда голым стеблем, обычно опушенной завязью и довольно короткими и широкими эллиптическими листьями (относительная длина 2—4, до 4.5) хотя изредка попадаются и более узколистные формы. Кроме того у этих растений обычно имеются бородавки на поверхности зрелых плодов, сходные с таковыми у альпийских горных форм. Следует отметить, что на сходство *E. tauricola* с *E. austriaca* ранее указывали чешские авторы (Chrtek, Křísa, 1970a; 1970b). Помимо Крыма, этот вид известен в Северо-Западном Закавказье в районе Анапы, Новороссийска и Крымска.

Из-за недостатка материала не представляется возможным с достаточной уверенностью судить о том, что представляет собой данный комплекс на Балканах. По-видимому, в равнинных и низкогорных районах встречаются растения, аналогичные среднедунайским *E. illirica*. Не вполне ясен статус растений, имеющих короткие выросты или бородавки на поверхности завязей и плодов, описанных как *E. villosa* var. *verrucosa* K. Maly. Внимательный просмотр гербарного материала приводит к предположению, что форм с настоящими выростами, возможно, вообще нет, а за выросты принимались ссохшиеся при сушке гербария складки незрелых плодов. Вместе с тем нельзя исключить и наличия горной балканской расы, аналогичной *E. austriaca*, *E. procera* и *E. tauricola*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И СИСТЕМА КОМПЛЕКСА ВИДОВ ИЗ РОДСТВА *EUPHORBIA ILLIRICA*

1. Поверхность завязей и плодов с бородавками, короткими выростами и гребневидными складками . . . . 2.
+ Поверхность завязей и плодов гладкая . . . . 6.
2. Поверхность завязей и плодов с хорошо выраженными короткими сосочковидными выростами . . . . 1. *E. carpatica*.
+ Поверхность завязей и плодов с небольшими бородавками или гребневидными складками . . . . 3.
3. Верхние стеблевые листья расположены довольно равномерно. Растения Крыма и Кавказа. . . . 4.

+ Верхние стеблевые листья сближены и нередко перекрывают верхушечное зонтиковидное общее соцветие. Растения Альп и Карпат . . . . 5.

4. Зрелые плоды 3.5—4 мм дл., семена 2.5—2.8 мм дл. Поверхность плодов бородавчатая, обычно без гребневидных складок. Стебли всегда голые. Стеблевые листья 4—6 (7) см дл., длина их превышает ширину в 2—4 (4.5) раза. Растение Крыма и Северо-Западного Закавказья . . . . 4. *E. tauricola.*

+ Зрелые плоды (3.5) 4—5.5 мм дл. и (3) 4—4.5 мм шир., семена (2.5) 2.9—3.2 мм дл. Поверхность хотя бы части плодов с гребневидными складками. Стебли голые или опушенные. Стеблевые листья (6) 6.5—8.5 см дл. длина их превышает ширину в (3.5) 4—7 раз. Растение Кавказа . . . . *E. procera.*

5. Стеблевые листья (5.3) 6—12 см дл. Растение Альп . . . . 2. *E. austriaca.*

+ Стеблевые листья 4—6 (8) см дл., поверхность зрелых плодов часто покрыта пурпурными пятнами. Растение Карпат . . . . 3. *E. sojakii.*

6. Стеблевые листья 0.7—1.3 (1.6) см шир., длина их превышает ширину в (4.5) 5—8 раз. Стебли голые, завязи и плоды обычно голые, очень редко слегка волосистые. Растение Вост. Европы (к востоку от 30° в. д.) . . . . 8. *E. semivillosa.*

+ Стеблевые листья (1) 1.3—2.5 см шир., длина их превышает ширину в 2—5 (7) раз. Стебли голые или опушенные, завязи и плоды от голых до очень густо опушенных . . . . 7.

7. Завязи и плоды очень густо опушенные, листья и стебли всегда опушенные. Семена 2.7—3.2 мм дл. Растение Молдавии и Румынии . . . . 6. *E. valdevillosocarpa.*

+ Завязи и плоды голые или умеренно опушенные, стебли и листья от почти голых до опушенных. Семена 2.2—2.9 мм дл.. . . . . 7. *E. illirica.*

1. *E. carpatica* Wołoszcz. 1892, Sprawozd. Kom. Fizyogr. 27, 2 : 153. — *Tithymalus carpaticus* (Wołoszcz.) A. Löve et D. Löve, 1961, Bot. Not. 114 : 40. — *Tithymalus jasiewiczii* Chrtek et Křisa, 1972, Novit. Bot. Inst. Bot. Univ. Carol. Prag., 1972 : 7. — *Euphorbia jasiewiczii* (Chrtek et Křisa) A. Radcfiffe-Smith, 1981, Kew Bull. 26 : 216. — Описан из Вост. Карпат («in regione montana et subalpina montium Lomni censium Carpatorum Orientalium divulgata»). Лектотип (Polatschek, 1971): «Między Podlutem i Osmołodom przy rz. Łomnicy, 12 VII 1889, Wołoszczak» (W! iso. — KRAM!).

На субальпийских лугах и в зарослях кустарников, реже — в горных лесах. — Румыния, Украина.

Наиболее обособленный вид комплекса. Обоснование отнесения *E. jasiewiczii* к синонимам *E. carpatica* было приведено мною ранее (Гельтман, 1998).

2. *E. austriaca* A. Kerner, Oesterr. Bot. Zeitschr. 25 : 397. — *Tithymalus austriacus* (A. Kerner) Á. Löve et D. Löve, 1961, Bot. Not. 114 : 40. — *Euphorbia villosa* Waldst. et Kit. ex Willd. subsp. *austriaca* (A. Kerner) Soó, 1977 (publ. 1978), Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 23 : 381. — Описан из Альп («in der subalpinen und alpinen Region heimischen, insbesondere Krummholz in feuchten, schattigen Schluchten in den Alpen an der Grenze von Oesterreich und Steiermark ver breiten»). Лектотип (Polatschek, 1971): «Fl. Exs. Austro-Hung. N 867, in regione montana et subalpina montis Bodensis ad confines Stiriae superioris in valle Unterlaussa, solo calc., 800—1000 m, Zimmeter» (W! iso. — LE!).

На горных лугах, обычно на известняковой почве. — Австрия (горные районы).

3. *E. sojakii* (Chrtek et Křisa) Dubovik, 1973, Укр. бот. журн. 30, 1 : 80. — *E. austriaca* Kerner subsp. *sojakii* Chrtek et Křisa, 1970, Preslia (Praha), 42, 3—4 : 262. — *Tithymalus sojakii* (Chrtek et Křisa) Holub, 1973, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 8, 2 : 175. — Описан из Словакии («Slovakia boreo-orient., distr. Snina»). Тип: «Slovakia boreali-orient., distr. Snina: ad cacumen montis Hrúbky (1186 m) supra vicum Nová Sedlica, 17 VI 1960, J. Soják, N 230644» (?PR).

На полянах и опушках горных лесов Восточных Карпат (Бескиды). — Словакия, Украина.

В PR мне не удалось ознакомиться с типом этого вида, хотя имеются довольно многочисленные образцы из классического местонахождения.

4. *E. tauricola* Prokh. 1949, Фл. СССР, 14 : 736, 358. — *Tithymalus tauricola* Prokh. 1949, Фл. СССР, 14 : 736, nom. altern. — *E. austriaca* Kerner subsp. *tauricola* (Prokh.) Chrtek et Křisa, 1970, Preslia, 42 : 263; ibid., 1970, Sborn. Národ. Muz. Praze, Řada B, 26, 4 : 77. — Описан из Крыма. Тип: «Крым, Бельбек, на опушке леса, К. Л. Гольде, 14 V 1898» (LE!).

На полянах и опушках дубовых и буковых лесов. — Украина (Крым), Россия (северо-западное Закавказье в окр. городов Анапы, Новороссийска и Крымска) (рис. 3, *2*).

5. *E. procera* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Caucas. 1 : 378. — *Tithymalus procerus* (Bieb.) Klotzsch et Garcke, 1858, Fl. N. Mitt.-Deutschland, ed. 4 : 291. — *Euphorbia caucasica* Dubovik, 1977, Нов. сист. высш. низш. раст. (Киев), 1976 : 96. — Описан с Сев. Кавказа («in virgultis ag flumium Terek, inter Kisljar et Mosdok»). Лектотип (Гельтман, 2006): «ex Tauria et Caucaso demissiora» (LE!).

На лугах, по лесным полянам и опушкам, иногда в лесах. — Россия (Сев. Кавказ), Грузия, Армения, Азербайджан, Турция (вилайет Карс — Ардаган) (рис. 3, *1*).

Распространен почти по всему Кавказу, но избегает как наиболее влажных условий (Западное Закавказье), так и самых аридных районов.

6. *E. valdevillosocarpa* Arvat et Nyárády, 1935 (publ. 1936), Bul. Grăd. Bot. Univ. Cluj, 35 : 191. — *Tithymalus valdevillosocarpus* (Arvat et Nyárády) Chrtek et Křisa, 1970, Sborn. Národ. Muz. Praze, Řada B, 26, 4 : 76. — *Euphorbia villosa* Waldst. et Kit. ex Willd. subsp. *valdevillosocarpa* (Arvat et Nyárády) Soó, 1977 (publ. 1978), Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 23, 3—4 : 381. — Описан из Бессарабии. Синтип: «Poiana Popii,

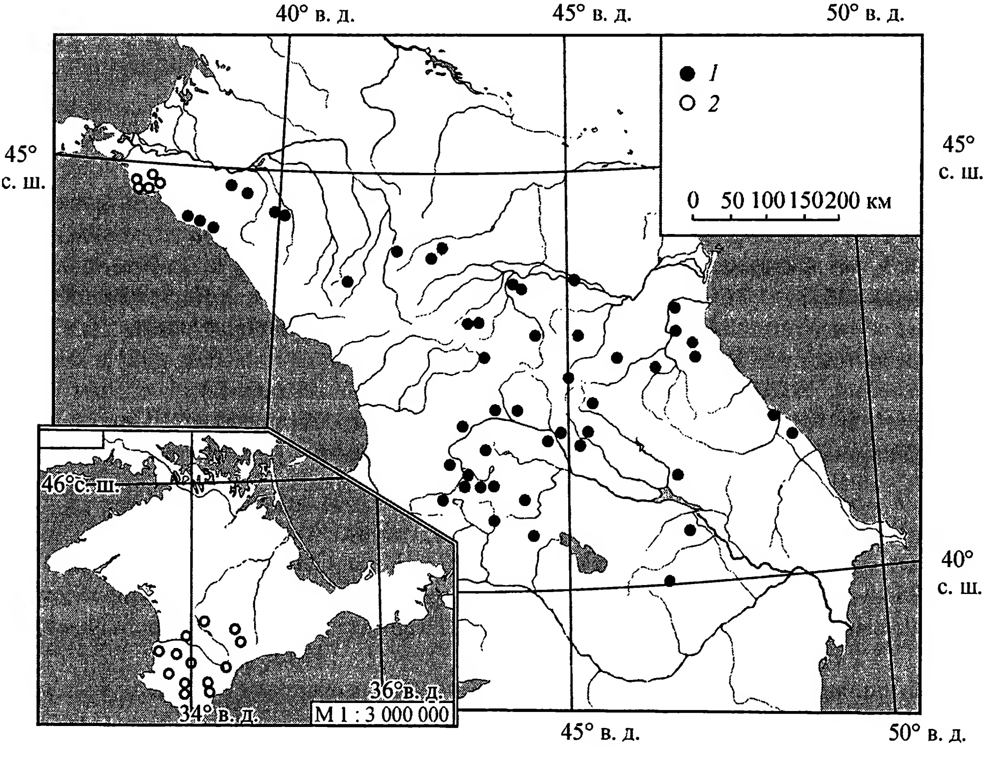


Рис. 3. Ареалы *Euphorbia procera* (*1*) и *E. tauricola* (*2*).

dela marginea padurii Căniana com. Scoreni jud. Lăpuşna, A. Arvat, 9 VI 1935[?1934]» (CL, iso. — LE!).

На полянах и опушках дубовых лесов. — Румыния (вост.), Молдавия.

При описании вида приведено одно местонахождение, но с указанием на две даты сбора, т.е. фактически синтипы. Известный мне изосинтип датирован 1934 г., хотя в первоописании указан 1935.

7. *E. illirica* Lam., 1788, Encycl. 2 : 435. — *E. villosa* Waldst. et Kit. ex Willd., 1799, Sp. Pl. 2, 2 : 909. — *E. mollis* C. C. Gmel., 1806, Fl. Bad. 2 : 330. — *E. trigonocarpa* Fisch., 1840 (publ. 1841), Index Sem. Hort. Bot. Petrop. 7 : 48. — *Tithymalus villosus* (Waldst. et Kit. ex Willd.) Pacher, 1887, Fl. Kärtnen : 233. — *Euphorbia volhynica* Bess. ex Racib., 1921, Fl. Polska 2 : 107. — *E. pseudovillosa* Klok., 1955, во Фл. УРСР, 7 : 130, nom. illeg., non Prod., 1953, Fl. Rep. Pop. Romane, 2 : 267. — *E. klokovii* Dubovik, 1973, Укр. бот. журн. 30, 1 : 84. — Описан по культивируемому экземпляру, происходящему, по-видимому, с Балкан («cette plante est cultivée au Jardin du Roi, & croit vraisemblament dans la Dalmatie, la Sibérie etc.»). Тип: «Hort. Reg. et enc.» — Herb. Lam. (P!) (рис. 4).

На лугах и в степях, зарослях кустарников, по лесным полянам и опушкам. — Великобритания (вымер), Франция, Испания (сев.); Польша, Чешская Республика, Словакия, Австрия, Венгрия, Италия (сев.), Словения, Босния и Герцеговина, Сербия, Македония, Болгария, Румыния, Турция (Европ.), Белоруссия (юг), Украина (запад), Молдавия.

8. *E. semivillosa* Prokh., 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии : 112. — *Tithymalus semivillosus* Prokh. 1933, Сист. обзор молоч. Ср. Азии : 112. — *E. villosa* Waldst. et Kit. ex Willd. subsp. *semivillosa* (Prokh.) Oudejans, 1992 (publ. 1993), Collect. Bot. (Barcelona), 21 : 188. — *E. illirica* Lam. subsp. *semivillosa* (Prokh.) Govaerts, 2000, World Checklist Bibliogr. Euphorbiaceae : 755. — Описан из Казахстана. Тип: «Тургайская обл., Кустанайский уезд, по течению р. Тогузака, окр. станицы Веринской, на берегу реки, 11 VI 1913, № 462, М. Короткий, З. Лебедева» (LE!)

В степях, на остепненных лугах, лесных полянах и опушках. — Украина (центр. и вост.), Россия (степные и лесостепные районы европейской части), Казахстан (зап.).

Возможные альтернативные таксономические концепции и нерешенные проблемы

Альтернативность не допускается современными правилами номенклатуры, но каждый автор, как уже отмечалось выше, может (а иногда, по-видимому, и должен) проанализировать другие возможные таксономические решения, отметив, какие из них допустимы, а какие — нет. В применении к рассматриваемому комплексу можно отметить следующее.

1. При использовании любых концепций вида, при самой широкой трактовке границ *E. illirica* недопустимо включение в его состав *E. carpatica* — наиболее отграниченной расы комплекса, а также *E. austriaca* и *E. sojakii*. Из последних двух таксонов второй может рассматриваться как подвид первого.

2. По-видимому, допустимо при принятии политипической концепции вида рассмотрение *E. semivillosa* и *E. valdevillosocarpa* как подвидов *E. illirica*.

3. Вопрос о допустимости включения *E. tauricola* и *E. procera* в пределы *E. illirica* как его подвидов не может считаться решенным и требует дополнительных исследо-

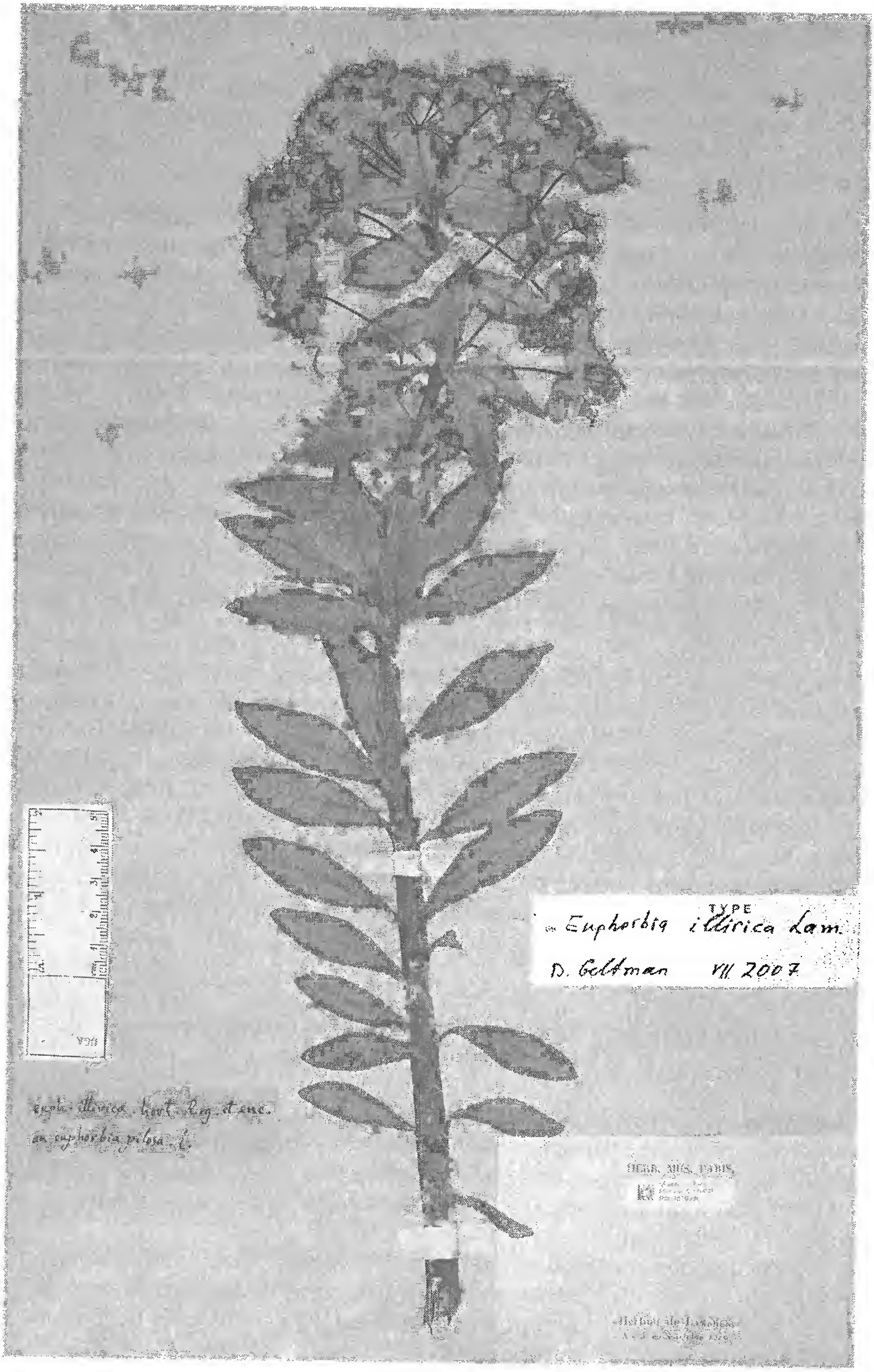


Рис. 4. Тип *Euphorbia illirica*.

ваний, в первую очередь, с применением молекулярно-генетических методов, которые могли быть дать дополнительную информацию о взаимосвязи этих рас. Возможным вариантом является рассмотрение *E. tauricola* как подвида *E. procera*.

Эволюционные процессы в комплексе

Суждения об эволюции данного комплекса могут быть сделаны только в виде очень осторожных гипотез и пока на основе исключительно морфолого-географических данных, так как сведения о числах хромосом единичны, а геносистематические данные отсутствуют. Вряд ли подлежит сомнению, что в настоящее время мы наблюдаем лишь фрагменты более широкого распространения комплекса в прошлом. Правда, возраст этого «прошлого» поддается датировке с трудом. С некоторой долей вероятности данную группу рас можно считать интрогрессивно-межвидовым гибридным комплексом, если придерживаться классификации Камелина (2004).

По-видимому, развитие и экспансия комплекса связана с периодом формирования степной зоны. Согласно Е. М. Лавренко (1951), степи современного типа начали формироваться с плиоцена, а открытые ландшафты с фауной и растительностью степного характера существуют с миоцена. Палеозоологические данные дают основания говорить о существовании подобных сообществ не только на территории современной степной зоны,сно, например, и на Пиренейском полуострове — западной оконечности ареала рассматриваемого комплекса. Поскольку виды комплекса связаны со степями или сходными сообществами, отграничение комплекса как самостоятельной филогенетической ветви может быть датировано по меньшей мере плиоценом.

Дальнейшее развитие было связано с альпийским орогенезом и формированием «горных» производных равнинного вида (или близких видов), по-видимому, независимо в разных горных системах. Очевидно, отдельные таксоны, входящие в состав комплекса, неоднократно переживали в связи с климатическими колебаниями процессы как изоляции (*E. tauricola* в Крыму и *E. procera* на Кавказе в настоящее время), так и контактов (*E. illirica* и *E. semivillosa* в настоящее время), что и привело к заметному полиморфизму, дающему основания для концепций «укрупнителей».

Не исключено также и то, что существование комплекса близких неясно отграниченных рас может быть своеобразной адаптацией к климатическим колебаниям, и результатом эволюции (в обозримых временны́х рамках, при сохранении тенденций изменений и колебаний климата, существующих по крайней мере с конца плиоцена) никогда не станет формирование вполне обособленных рас, которые можно будет считать «хорошими» видами. Такой результат, по-видимому, эволюционно невыгоден для комплекса в целом, который должен быть «всегда готов» к неожиданным климатическим изменениям.

Благодарности

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность Xavier Aubriot (Muséum national d’Histoire naturelle, Paris) за предоставление точной информации о распространении *Euphorbia illirica* во Франции.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48758, 07-04-00848).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельтман Д. В. Заметки о некоторых видах рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) Западной Европы // Новости систематики высших растений. СПб., 1998. Т. 31. С. 187—197.

Гельтман Д. В. Конспект системы подрода *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) внетропической Евразии // Новости систематики высших растений. СПб., 2007. Т. 39. С. 224—240.

Гельтман Д. В. Конспект секции *Chamaebuxus* Lázaro рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. М.; СПб., 2008. Т. 40. С. 109—158.

Дубовик О. Н. Новые находки опушенноплодных молочаев // Новости систематики высших и низших растений. 1975. Киев, 1976. С. 111—121.

Дубовик О. Н., Клоков М. В. О некоторых крымских и кавказских молочаях и видовом составе рода в украинской флоре // Новости систематики высших и низших растений. 1976. Киев, 1977. С. 96—114.

Дубовик О. М., Крицька Л. І., Мороз І. І. Нові відомості про види роду молочай (*Euphorbia* L.) у флорі України // Укр. бот. журн. 1972. Т. 29. N 6. С. 80—88.

Камелин Р. В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул, 2004. 226 с.

Клоков М. В. Молочайні — *Euphorbiaceae* // Флора УРСР. Київ, 1955. С. 114—176.

Клоков М. В. Псаммофильные флористические комплексы на территории УССР (опыт анализа псаммофитона) // Новости систематики высших и низших растений. 1979. Киев, 1980. С. 90—150.

Лавренко Е. М. Возраст ботанических областей внетропической Евразии // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1951. № 2. С. 17—28.

Литвинов Д. И. Заметки о растениях русской флоры. II // Тр. Бот. музея, 1916. Вып. 15. С. 120—158.

Литвинов Д. И. 2580. *Euphorbia procera* M. Bieb. // Список растений Гербария русской флоры. Петроград, 1922. Т. 8. С. 97.

Проханов Я. И. Молочай в Среднем Поволжье // Тр. Куйбыш. бот. сада, 1941. Куйбышев, 1941. Вып. 1. С. 3—78.

Проханов Я. И. Род молочай — *Euphorbia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495.

Проханов Я. И. Систематический обзор молочаев Средней Азии. М.; Л., 1933. 241 с.

Райлян А. Ф. Об *Euphorbia villosa* Waldts. et Kit. и близких ей видах из западных районов СССР // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 401—406.

Райлян А. Ф. Критический обзор видов *Euphorbia* L. Молдавии // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 1013—1023.

Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии. М., 1907. Ч. 2. 435 с.

Федченко Б. А., Флеров А. Ф. Флора Европейской России. СПб., 1910. 1204 p.

Шмальгаузен И. И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1897. Т. 2. 752 с.

Besser V. S. Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia, gub. Kioviensi, Bessarabia et circa Odessam collectarum, simul cum observationibus in primitias florae Galiciae Austriacae. Vilnae, 1822. 111 p.

Bieberstein (*Marschall*) F. Flora Taurico-Caucasica. T. 1. Charcoviae, 1808. 429 p.

Bieberstein (*Marschall*) F. Flora Taurico-Caucasica. T. 3 — Supplementum. Charcoviae, 1819. 655 p.

Boissier E. Euphorbiaceae — Euphorbieae // A. P. Candolle. de Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1862. Pars 15. Sect. 2. P. 3—188.

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae et Basileae, 1879. Vol. 4. 1276 p.

Chrtek J., Křísa B. Poznámki k taxonomii druhu *Euphorbia austriaca* Kerner s. lat. // Preslia, 1970a. Roc. 42. N 3. S. 262—263.

Chrtek J., Křísa B. Anmerkungen zur einigen Arten der Gattung *Tithymalus* Gaertn. // Sborn. Národ. Muzea Praze, Řada B. 1970b. Sv. 26. Čis. 4. S. 73—78.

Demuth S. Euphorbiaceae // Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Stuttgart, 1992. Bd 4. S. 86—122.

Geltman D. V. Typification of *Euphorbia pilosa* L. (*Euphorbiaceae*) // Taxon. 2007. Vol. 56. N 3. P. 947—948.

Gmelin C. C. Flora Badensis alsatica. Carlsruhae, 1806. 717 p.

Govaerts R., Frodin D., Radcliffe-Smith A. World checklist and bibliography of *Euphorbiaceae* (with *Pandaceae*). Kew, 2000. Vol. 2. P. 417—921.

Host N. T. Flora austriaca. Viennae, 1831. Vol. 2. 768 p.

Kerner A. Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. LXXXI // Oesterr. Bot. Zeitschr., 1875. Jahr. 25. N 12. S. 392—397.

Koch W. D. J. Synopsis florae Germanicae et Helveticae. Francofurti ad Moenum, 1837. 844 p.

Lamarck J. B. Encyclopédique méthodique. Botanique. Paris, Liège, 1788. T. 2. Pt. 2. P. 401—774.

Ledebour C. F. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1850. Vol. 3. Pars 2. P. 493—866.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

Neilreich A. Flora von Nieder-Oesterreich. Wien, 1859. Teil 1. 1010 S.

Nyárády E. I. Adnotațiuni la flora României. XI. // Bul. Grăd. Bot. Univ. Cluj, 1936. Vol. 15. P. 187—191.

Nyman C. F. Conspectus florae Europaeae. Orebro, 1881. Vol. 3. P. 493—676.

Polatschek A. Die Vervandtschaftsgruppe um *Euphorbia villosa* W. et K. ex Willd. // Ann. Naturhistor. Mus. Wien. 1971. Bd. 75. S. 183—202.

Raciborski M. Rodzina: *Euphorbiaceae*, Wilczomleczowate // Flora Polska. Kraków, 1921. T. 2. S. 94—111.

[Radcliffe-]Smith A., Tutin T. G. Euphorbia L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 213—226.

Soják I. Poznámki k našim východokarpatským pryšcum // Biologia (Bratislava). 1960. Roc.15. N 12. S. 920—925.

Waldstein F. A., Kitaibel P. Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae. Viennae, 1803—1805. Vol. 1. 104 p. + 100 tabl.

Willdenow C. L. Caroli a Linné Species Plantarum. Berolini, 1799. Vol. 2. Pt. 2. P. 833—1340.

Wołoszczak E. Materiały do flory gór Łomnickich // Sprawozd. Komis. Fizyogr., 1892. T. 27. S. 123—156.

SUMMARY

The complex in question is represented by the series of closely related geographical races. The central (most common and widely distributed) species of the complex was usually known as *Euphorbia villosa* Waldst. et Kit ex Willd. but it appeared that the name *E. illirica* Lam. is a priority one.

There is a wide ranges of views on the number of species in the complex: from very wide (one extremely polymorphic species) to narrow (7 species for the Ukraine and Moldova only!).

According to the approach justified in the present paper, 8 species are recognized: *E. carpatica* Wołoszcz. (Carpathians in the Ukraine and Romania), *E. austriaca* A. Kerner (Alps in Austria), *E. sojakii* (Chrtek et Křisa) Dubovik (Carpathians in Slovakia and the Ukraine), *A. tauricola* Prokh. (Crimea (Ukraine) and South-West Transcaucasia (Russia), *E. procera* Bieb. (almost all Caucasus), *E. valdevillosocarpa* Arvat et Nyárády (Romania and Moldova), *E. illirica* Lam. (Europe from France and Spain to south Belarus and the west of the Ukraine), *E. semivillosa* Prokh. (east of the Ukraine, south of European Russia and West Kazakhstan).

The distribution area of *E. illirica* is represented by a number of isolated fragments and the species in every one has some peculiarities in the variation pattern. However there are no enough grounds to separate them as subspecies.

The author of the current paper follows the monotypic species concept and treats geographical races as species. If to follow polytypic one, it is possible to recognize *E. semivillosa* and *E. valdevillosocarpa* as subspecies of *E. illirica.* Such species as *E. austriaca*, *E. sojakii* and *E. carpatica* cannot be included into *E. illirica* regardless of the species concept.

The problem of the adequate interpretation of closely related species complexes is discussed. The author suggests that in such situations it is impossible to find absolutely corrects taxonomic solution and there some grounds both in positions of «lumpers» and «splitters».

УДК 581.3 + 581.145.1 + 581.145.2 + 581.46 + 581.47

© И. И. Шамров

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА У *CERATOPHYLLUM* (*CERATOPHYLLACEAE*)

I. I. SHAMROV. THE MORPHOLOGICAL NATURE OF GYNOECIUM AND FRUIT IN *CERATOPHYLLUM* (*CERATOPHYLLACEAE*)

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
191186 С.-Петербург, наб. р. Мойки, 48
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Поступила 11.02.2009

Изучен генезис гинецея и плода у трех видов *Ceratophyllum*. Гинецей представлен двумя плодолистиками, различающимися строением и репродуктивной способностью. В фертильном плодолистике, характеризующемся более длинным рыльцем, на дорзальной плаценте, снабжающейся мощным медианным проводящим пучком, формируется один ортотропный, крассинуцеллятный, унитегмальный семязачаток. В стерильном плодолистике семязачаток обычно не образуется, несмотря на наличие рудиментарной плаценты и медианного проводящего пучка. У видов роголистника, как и у ряда примитивных растений, выявлены черты несбалансированности в ходе формообразовательных процессов, что проявляется на ранних стадиях в виде нескольких путей морфогенеза гинецея: формирование полимерно-апокарпного гинецея наряду с паракарпным; наличие эпидермальных слоев в области контакта смежных краев двух плодолистиков наряду с асцидиатной формой завязи, возникающей в ходе конгенитального срастания; наличие в обоих плодолистиках рудиментарных рылец либо рылец одинаковой длины наряду с формированием асимметричных рылец; изменчивое соотношение длины столбика или стилодиев и длины рыльца фертильного плодолистика (коротко-, средне- и длинностолбчатые формы растений); смыкание и, возможно, лишь слипание краев стилодиев наряду с постгенитальным образованием столбика; образование второго семязачатка на плаценте стерильного плодолистика, хотя в завязи чаще всего имеется один семязачаток фертильного плодолистика. Полученные данные позволяют поместить морфологический тип плода роголистников среди ценокарпиев.

Ключевые слова: морфогенез, гинецей, плод, *Ceratophyllaceae, Ceratophyllum*.

Гинецей покрытосеменных растений имеет различное строение. Согласно теории кондупликатного плодолистика, органа листовой природы, края которого при складывании вдоль смыкаются, но не заворачиваются внутрь (Goebel, 1933; Тахтаджян, 1948; Bailey, Swamy, 1951; Eames, 1961; Swamy, Periasamy, 1964), карпели могут быть свободными, т. е. несросшимися друг с другом (апокарпный гинецей), или объединенными в разной степени (ценокарпный гинецей). Различают три типа ценокарпного гинецея: синкарпный — состоит из различного числа замкнутых плодолистиков (дву-, многогнездная завязь), сросшихся между собой боковыми частями; паракарпный — гинецей характеризуется разомкнутостью отдельных плодолистиков при сохранении связи краевых участков соседних плодолистиков (одногнездная завязь) и лизикарпный — гинецей возникает в результате исчезновения перегородок (боковых стенок) синкарпной завязи (одногнездная завязь).

Кроме этих типов выделяют еще псевдомономерный (Eckard, 1937, 1938; Тахтаджян, 1948, 1980; Eames, 1961; Ehrendorfer, 1978; Barabe et al., 1987), чему в лиworking: тературе соответствует вторично апокарпный (Troll, 1928) и псевдоапокарпный (Saunders, 1937; Schaeppi, 1937; Тимонин, 2005). По нашему мнению, первый термин (псевдомономерный) более предпочтителен, так как гинецей, внешне соответствующий одному пестику, представляет собой вариант синкарпного или паракарпного гинецея, в котором фертильным является лишь один плодолистик. В других случаях одиночная карпель может быть сохранившимся членом гинецея, образованного многими свободными карпелями, и тогда такой гинецей называют мономерно-апокарпным (Eames, 1961; Тахтаджян, 1964, 1980). Ранее нами были изучены особенности морфогенеза псевдомономерного гинецея у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*), который формируется на базе синкарпного из двух плодолистиков, различающихся размерами, строением и репродуктивной способностью (Шамров, Яндовка, 2008). Следует отметить, что у представителей подсем. *Prunoideae*, куда относится и вишня обыкновенная, по мнению А. Имса (1964), произошла редукция числа плодолистиков от многих до одного, при этом часто можно видеть 1 или 2 абортивных плодолистика, т. е. в отличие от наших данных формирование гинецея описывается не на базе синкарпного, а на базе апокарпного гинецея. Явление псевдомономерии широко распространено среди покрытосеменных. По мнению T. Eckard (1938), псевдомономерия обнаружена в 40 семействах. Как считает P. Endress (1982), число цветковых растений с апокарпным гинецеем составляет всего 6 %, тогда как оставшиеся виды имеют синкарпный гинецей, при этом 11 % видов являются монокарпеллятными.

Согласно представлениям A. Eames (1961), термины «ценокарпный» и «паракарпный» непригодны для описания типов гинецея. Их использование может оказаться полезным при характеристике частей гинецея, строение которого меняется от основания к верхушке. Именно по этой причине в противовес теории кондупликатного плодолистика была предложена концепция пельтатного (щитовидного) плодолистика, согласно которой плодолистик можно представить как асцидий (в виде кувшина) с косо срезанным краем (Troll, 1928, 1939; Leinfellner, 1941, 1950, 1951). В таком плодолистике различают следующие зоны: проксимальную асцидиатную (не обнаруживается ни краев плодолистика, ни швов; краевые меристемы, соприкасаясь, образуют особую меристему — поперечную зону) и дистальную пликатную. В нижней части синкарпного гинецея находится синасцидиатная зона (завязь подразделяется на определенное число гнезд). Выше находится симпликатная зона (плодолистики в этой части соединяются в центре, срастаясь только абаксиальными поверхностями, и в завязи на этом уровне имеется только одно общее гнездо). Дистальные участки синкарпного гинецея остаются свободными, составляя асимпликатную зону (она соответствует лопастям рыльца или стилодиям с рыльцами). В гинецее, характеризующимся неодинаковым строением в различных своих частях, была описана особая поперечная зона, или U-образная синплацента, которая проходит по адаксиальной стороне в асцидиатной или в центре синасцидиатной зоны и двумя ветвями продолжается по краям единственного плодолистика в пликатной или каждого плодолистика в симпликатной зоне. Следовательно, нижняя часть такого ценокарпного гинецея соответствует синкарпному, средняя часть — паракарпному, а верхняя часть — апокарпному гинецею. Эта точка зрения получила в дальнейшем широкое распространение в литературе (Leinfellner, 1969; Frank, 1976; Волгин, Тихомиров, 1980; Taylor, 1991; Endress, 2001; Matthews, Endress, 2005; Тимонин, 2005). С этих позиций может быть описан гинецей и у изученных нами видов: *Azorina vidalii* из сем. *Campanulaceae* (Шамров, Жинкина, 1994), *Vaccinium myrtillus* (Анисимова и др., 2005), *Rhododendron luteum* и *R. schlippenbachii* из сем. *Ericaceae* (Шамров, Бабро, 2009).

По мнению А. К. Тимонина (2005), кажущееся принципиальное различие между синкарпным и апокарпным гинецеями сводится к разным пропорциям синасцидиатной и симпликатной зон. Если асцидиатная зона длинная, а симпликатная короткая, то на поперечном срезе гинецей выглядит как синкарпный, при обратном соотношении зон — как паракарпный. На определенное сходство в строении этих типов гинецея обратил внимание еще T. Eckardt (1937), который считал, что в основании паракарпного гинецея есть незначительная стерильная зона синкарпного гинецея, в которой семязачатки не образуются.

Большой интерес представляет механизм формирования «сросшихся гинецеев». В зависимости от времени объединения плодолистиков различают конгенитальное и постгенитальное срастание (Eames, 1961). Некоторые авторы (Sattler, 1974) считают, что срастание может быть только постгенитальным и его можно наблюдать в ходе исследования, тогда как конгенитальное слияние структур не может быть ни онтогенетическим, ни филогенетическим процессом и представляет собой лишь умственную реконструкцию. При конгенитальном объединении синтетическое образование с самого начала развивается как слитное, тогда как при постгенитальном — в процессе развития наблюдается постепенное смыкание и срастание исходно свободных элементов. Предложено различать несколько вариантов срастания (Тимонин, 2005; Соколов и др., 2006). Для объяснения открытого состояния плодолистиков на ранней стадии развития у большого числа покрытосеменных растений были предложены и другие способы объединения плодолистиков. Так, было выделено четыре типа образования закрытого гинецея: 1 — за счет слипания с помощью секретируемых веществ, 2 — за счет слипания и частичного постгенитального срастания, 3 — за счет почти полного постгенитального срастания и частичного слипания, 4 — исключительно за счет постгенитального срастания (Endress, Igersheim, 1997, 2000).

Продолжая исследования в плане познания морфологической природы гинецея у модельных представителей цветковых растений, мы остановили свой выбор на роголистниковых, у которых нами ранее были изучены основные эмбриологические структуры и процессы, в том числе семязачаток, мегаспорогенез, формирование зародышевого мешка, зародыша, эндосперма, семени (Шамров, 1997, 2000б). Представители монотипного сем. *Ceratophyllaceae* (роголистниковые) являются высокоспециализированными многолетними травянистыми водными растениями, лишенными корней. Для них характерны раздельнополые цветки, членистые стебли и листья, разделенные на линейные доли. Им присущ ряд примитивных признаков, что позволяет исследователям помещать их в основании филогенетической системы. В связи с этим большой интерес представляет изучение их отдельных репродуктивных органов, таких как гинецей и плод.

Гинецей роголистниковых был предметом изучения многих авторов. Однако до сих пор не ясно, в рамках какого типа он формируется: апокарпного (Eichler, 1878; Klercker, 1885; Strasburger, 1902; Troll, 1934; Eckard, 1938; Тахтаджян, 1964, 1987; Takhtajan, 1997; Endress, 2001) или псевдомономерного (Eames, 1961). Число элементов апокарпного гинецея также дискутируется в литературе. Кроме того, неоднозначно решается вопрос о локализации и типе плаценты, организации проводящей системы в гинецее. Существующие противоречивые мнения и, возможно, более широкое распространение растений с псевдомономерным гинецеем явились причиной детального исследования видов рода *Ceratophyllum* в плане понимания морфологической природы их гинецея и формирующегося плода.

Материал и методика

Объектами исследования были три вида *Ceratophyllum*: *C. demersum* L. — роголистник погруженный, *C. submersum* L. — роголистник полупогруженный, *C. platyacanthum* Cham. (= *C. pentacanthum* Hayn.) — роголистник плоскоиглый, или роголистник пятииглый. Материал собран в местах естественного произрастания видов в Ленинградской обл. (пруды Павловского парка) и Хопёрском (Воронежская обл.) государственном заповеднике.

Были изучены женские цветки и плоды на разных стадиях развития. Материал фиксировали в смеси FAA (70%-й этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7) и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Паушева, 1974). Толщина срезов 10—20 мкм. Препараты окрашивали сафранином по Картису, функсин-сернистой кислотой — по Фёльгену, с подкраской алциановым синим и светлым зеленым. Рисунки выполняли с применением рисовального аппарата РА-7У на микроскопе Amplival фирмы Zeiss.

Результаты исследования

Роголистники являются раздельнополыми, однодомными водными растениями с одиночными цветками. Женские цветки, как правило, небольших размеров (1.5 × 2.0 мм), бокаловидной формы. Простой (чашечковидный) околоцветник, состоит из 10 листочков бледно-зеленого цвета, в верхней части которых формируются красно-фиолетовые шипики.

Строение и развитие гинецея. Исходя из анализа препаратов, псевдомономерный гинецей роголистников, соответствующий морфологически одному пестику, в большинстве случаев можно охарактеризовать как паракарпный, что подтверждается серией продольных (сагиттальных и билатеральных) и поперечных срезов (рис. 1, *1—11*; 2, *1—9*). Он состоит из двух плодолистиков, ножки которых срастаются в ходе конгенитального развития. Об этом свидетельствует васкулатура женского цветка, характерные особенности которой устанавливаются с самых ранних стадий. Массивный сложный проводящий пучок из стелы стебля, войдя в основание женского цветка, разветвляется в каждый листочек околоцветника. Проходя вверх в общую ножку, сложный проводящий пучок разделяется на 2 простых пучка, каждый из которых в виде тяжей прокамбиальных клеток оканчивается в плодолистике (рис. 3, *1, 3*).

В женском цветке размером в 0.2 × 0.1 мм бóльшая часть гинецея представлена синасцидиатной зоной, образующейся в ходе конгенитального срастания ножек и оснований двух плодолистиков, развитых в разной степени. Один из них, адаксиальный, более массивный и состоит из 5—6 слоев клеток. Другой, абаксиальный, образован лишь 3—4 слоями (рис. 3, *1*). Края плодолистиков на верхушке гинецея обнаруживают лопастной характер, обусловленный неравномерным ростом. Более интенсивный рост, происходящий за счет периклинальных делений клеток эпидермы, обнаруживается сначала в абаксиальном плодолистике (рис. 1, *1*; 3, *1*). Постепенно скорости роста выравниваются, а длина оказывается одинаковой, когда толщина достигает 8—9 слоев в адаксиальном и 5—7 слоев в абаксиальном плодолистике (рис. 1, *2*; 3, *2, 3*). Однако в дальнейшем характер роста изменяется, что приводит к тому, что более массивным и длинным оказывается адаксиальный плодолистик (рис. 1, *3—9)*. Наконец, края плодолистиков смыкаются и постгенитально срастаются, за исключением апикальных частей. Асцидиатная область гинецея

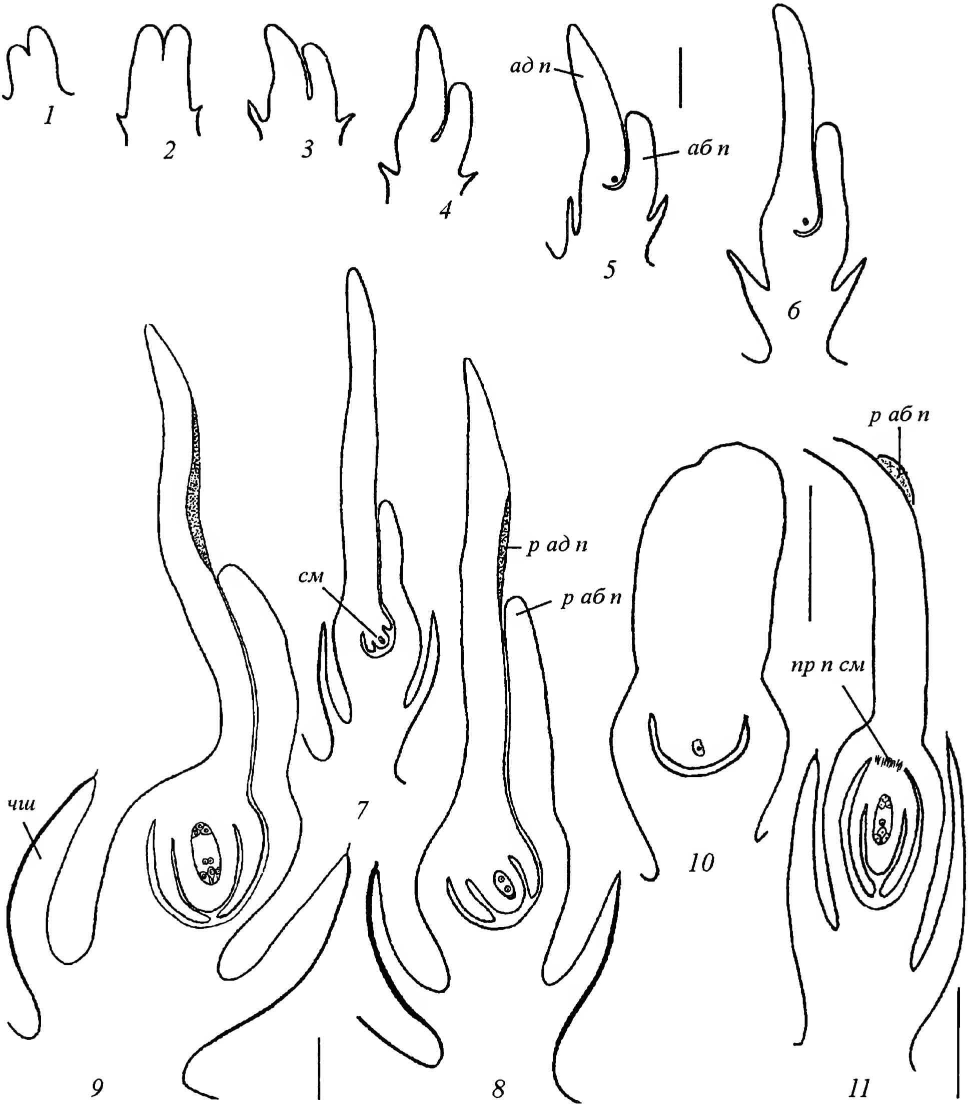


Рис. 1. Стадии развития гинецея у *Ceratophyllum platyacanthum* (продольные срезы).

1—9 — сагиттальные срезы; *10, 11* — билатеральные срезы. *аб п* — абаксиальный плодолистик, *ад п* — адаксиальный плодолистик, *пр п см* — проводящий пучок семязачатка, *р аб п* — рыльце абаксиального плодолистика, *р ад п* — рыльце адаксиального плодолистика, *см* — семязачаток, *чш* — чашелистик. Масштабная линейка — 100 мкм.

дифференцируется в одногнездную верхнюю завязь яйцевидной формы. За счет срастания стилодиев формируется столбик, внутри которого проходит канал. Апокарпные верхушки гинецея становятся асимметричными рыльцами (рис. 1, *4—9, 11*).

Таким образом, плодолистики паракарпного гинецея роголистников различаются размерами, строением и, как будет показано далее, репродуктивной способностью. Эти различия проявляются в следующем: стенка завязи 13—14-слойная с вентральной, 16—17-слойная с дорзальной (в области проводящего пучка) стороны в адаксиальном плодолистике и 10—11- и 12—13-слойная соответственно в абаксиальном; стилодий 8—9-слойный в адаксиальном плодолистике и 4-слой-

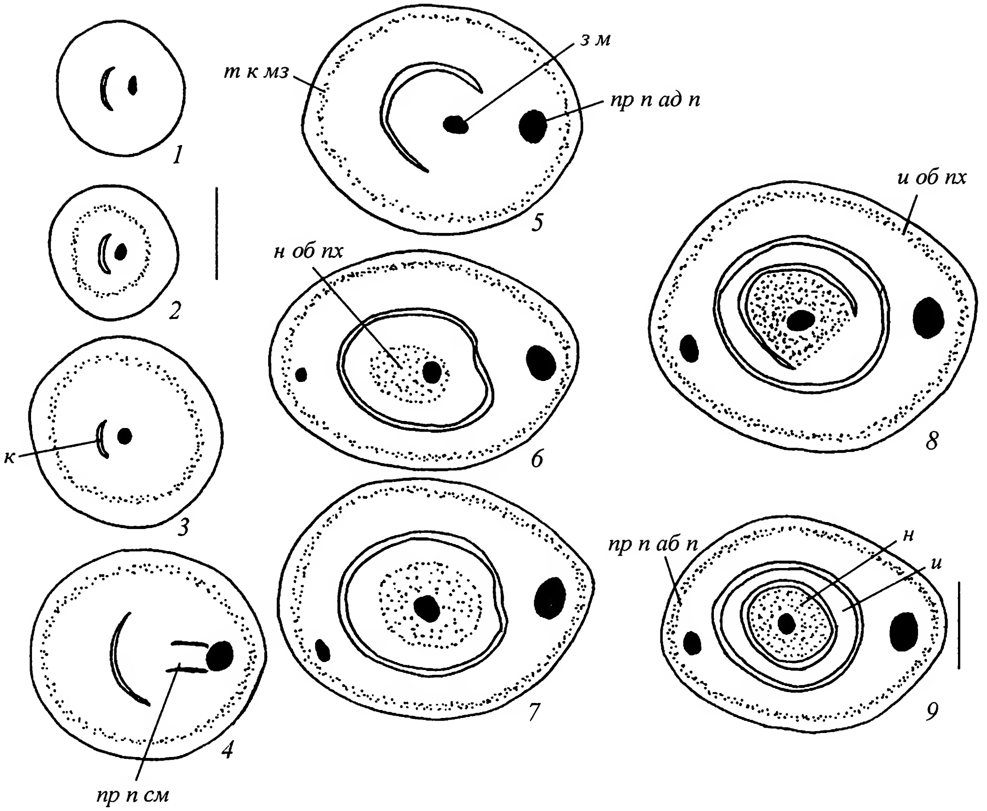


Рис. 2. Строение гинецея у *Ceratophyllum demersum* на стадии сформированного семязачатка (серийные поперечные срезы).

1, *2* — основание столбика; *3* — верхняя часть завязи; *4* — ответвление от пучка адаксиального плодолистика в семязачаток на плаценте; *5* — контакт плаценты с пахихалазой семязачатка; *6*, *7* — самостоятельная пахихалаза; *8*, *9* — дифференциация в семязачатке нуцеллуса и интегумента. *з м* — зародышевый мешок, *и* — интегумент, *и об пх* — интегументальная область пахихалазы, *к* — канал в столбике, *н* — нуцеллус, *н об пх* — нуцеллярная область пахихалазы, *пр п аб п* — проводящий пучок абаксиального плодолистика, *пр п ад п* — проводящий пучок адаксиального плодолистика, *т к мз* — танинсодержащие клетки мезокарпия. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 100 мкм.

ный в абаксиальном; рыльце длинное, 5—7-слойное в адаксиальном плодолистике и короткое, 3—4-слойное в абаксиальном (рис. 4, *1—9*). Другие отличительные черты выявляются в характере васкулатуры плодолистиков. Следует отметить, что проводящий пучок каждого плодолистика является дорзальным (медианным). Однако степень развития пучков различна. В адаксиальном (фертильном) плодолистике он, вероятно, двойной и в 2—2.5 раза мощнее (на поперечном срезе) и более протяженный, оканчиваясь в месте перехода завязи в столбик и ответвляясь в пахихалазу ортотропного, крассинуцеллятного, унитегмального семязачатка. В абаксиальном (стерильном) плодолистике семязачаток, как правило, не формируется, а проводящий пучок доходит лишь до середины плодолистика (рис. 2, *1—9*; 4, *9*).

Следует указать, что в большинстве литературных источников, кроме работы A. Klercker (1885), на формирование рыльца у роголистников не указывается. Гинецей обычно описывают как одиночную карпель с длинным столбиком, без образования дифференцированного рыльца (Тахтаджян 1966, 1987; Wilmot-Dear, 1985; Endress, 2001). Наше исследование показало, что видам *Ceratophyllum* присуще

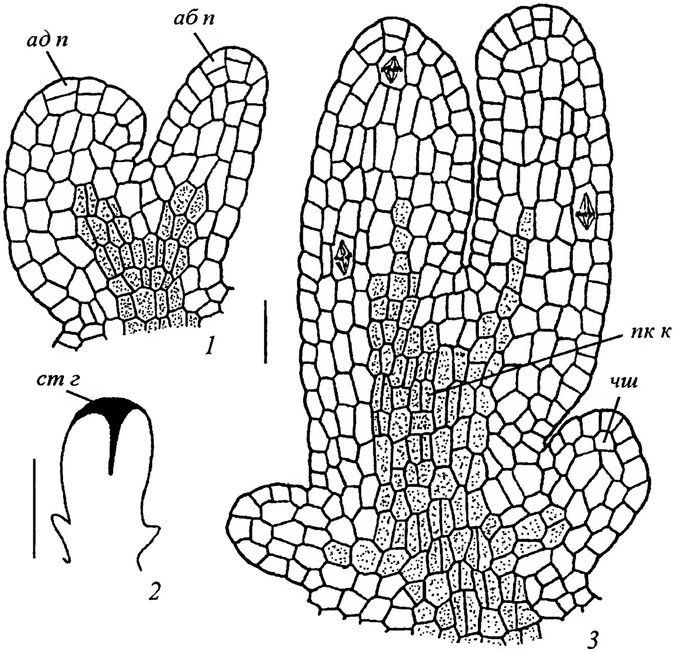


Рис. 3. Ранние стадии развития гинецея *Ceratophyllum demersum* (продольные срезы).

1 — асцидиатная структура гинецея, края обоих плодолистиков в верхней части лопастные и не сомкнуты, начало дифференциации тяжей прокамбиальных клеток в ножке гинецея; *2*, *3* — продольный разрез гинецея и его строение на более продвинутой стадии, дифференциация проводящих пучков из прокамбиальных клеток в каждом плодолистике. *пк к* — прокамбиальные клетки, *ст г* — стенка гинецея. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка, мкм: *1*, *3* — 20; *2* — 100.

рыльце специфического строения. В коротком рыльце абаксиального плодолистика воспринимающая поверхность, вероятно, локализована только в его апикальной части. В адаксиальном плодолистике формируется длинный рыльцевый гребень, который языковидно или в виде желобка простирается от апикальной части рыльца до границы перехода рыльца в столбик. При этом края на вентральной стороне плодолистика сближаются, но не срастаются (рис. 4, *2*—*5*, *8*, *9*). Клетки внутренней эпидермы, выстилающие желобок, способны воспринимать пыльцу. По мнению Klercker (1885), воспринимающая поверхность рыльца ограничена лишь его базальной областью в месте перехода в столбик. Наше исследование показало, что способность к восприятию пыльцы начинает выявляться в период развития зародышевого мешка (цветок размером 1.5 × 2.0 мм) и достигает максимума к моменту опыления (рис. 1, *8*, *9*; 4, *9*). Клетки желобка, как и клетки, образующие канал в столбике после срастания краев с брюшной стороны каждого стилодия (рис. 4, *6*—*9*), являются секреторными и обеспечивают попадание пыльцы, рост и вхождение пыльцевых трубок в полость завязи. У роголистников, как и у многих водных растений, наблюдается своеобразный способ переноса пыльцы к женским цветкам. К моменту опыления тычинки со зрелой пыльцой отрываются и всплывают на поверхность воды. Места вскрывания в пыльниках обращены в воду, и высвободившаяся пыльца током воды пассивно попадает в желобок рыльца (Шамров, 1980, 1983, 2000б). Однако несовершенный механизм опыления компенсируется тем, что способность проводникового тракта гинецея воспринимать пыльцу обнаруживается как в ходе прогамной фазы оплодотворения, так и на первых стадиях развития зародыша, о чем свидетельствуют дополнительные пыльцевые трубки,

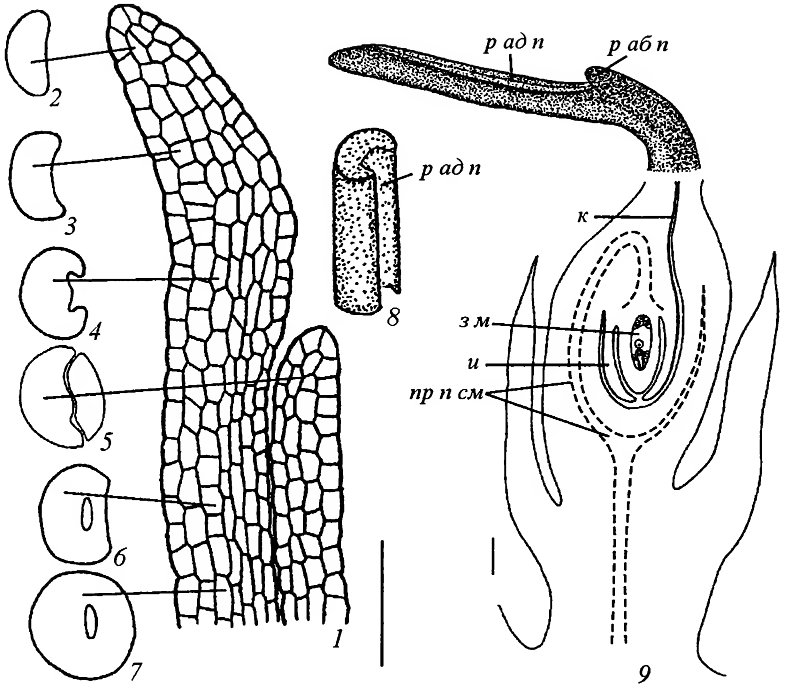


Рис. 4. Столбик и рыльца у *Ceratophyllum demersum* (*1—8*) и *C. platyacanthum* (*9*).

1, *2* — строение столбика и рылец (*1* — продольный и *2—7* — поперечный срезы); *8* — фрагмент трехмерного изображения желобка рыльца адаксиального плодолистик; *9* — строение завязи (продольный срез) и морфология столбика и рылец. Обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабная линейка — 100 мкм.

растущие в канале столбика. Следует подчеркнуть, что к моменту опыления изменяется положение столбика и рыльца. Происходит изгибание рыльца в направлении стебля, в результате чего оно оказывается обращенным всей поверхностью желобка вверх (рис. 4, *9*). Женские цветки одного растения располагаются мозаично по отношению друг к другу (приблизительно под углом в 90°). При этом их рыльца оказываются в разных плоскостях, что очень важно для осуществления процесса опыления.

Отклонения в морфогенезе гинецея. Как уже было отмечено, у видов *Ceratophyllum* паракарпный гинецей представлен двумя плодолистиками, различающимися репродуктивной способностью. В одногнездной завязи развивается один семязачаток, который формируется на плаценте фертильного плодолистика. Проведенное исследование свидетельствует о локализации семязачатка на дорзальной стороне плодолистика и снабжении его мощным медианным проводящим пучком (рис. 2, *4—9*). Тип плацентации может быть определен по-разному: ламинально-медианная, или дорзальная, поскольку семязачаток располагается вдоль спинки плодолистика (Тахтаджян, 1942, 1948, 1964), подвешенная, или верхушечная, так как семязачаток возникает вблизи верхушки гнезда завязи (Имс, 1964). Согласно концепции пельтатного плодолистика, единственный семязачаток в завязи формируется в особой поперечной зоне, или на U-образной плаценте между асцидиатной и пликатной зонами (Leinfellner, 1951).

Примордий семязачатка и формирующийся далее семязачаток занимает в завязи боковое положение, что хорошо выявляется на продольных сагиттальных (рис. 1, *1—9*) и поперечных срезах (рис. 2, *5—8*). Лишь перед оплодотворением расположение семязачатка становится центральным, при этом микропиле ориентировано к основанию завязи, а морфологическая ось семязачатка лежит параллельно каналу столбика (рис. 4, *9*). Во всех этих случаях в гинецее прослеживаются медианные проводящие пучки обоих плодолистиков. На билатеральных срезах в плоскости исследования только одного плодолистика семязачаток всегда располагается в центре завязи, а проводящие пучки не видны (рис. 1, *10, 11*).

В стерильном плодолистике семязачаток обычно не образуется, несмотря на формирование медианного проводящего пучка. Однако нередко в нем выявляется рудиментарная плацента. В гинецее на ранних стадиях, когда в плаценте фертильного плодолистика обнаруживаются периклинальные деления субэпидермальных клеток, в результате которых возникает примордий семязачатка (рис. 5, *1*), подобные деления можно наблюдать и в рудиментарной плаценте стерильного плодолистика (рис. 5, *2, 3*).

О репродуктивной способности стерильного (абаксиального) плодолистика свидетельствуют случаи образования в завязи двух семязачатков: одного — на плаценте фертильного, другого — на плаценте стерильного плодолистика (рис. 6, *1—9*). В обоих семязачатках формируются зародышевые мешки. Однако из-за отсутствия достаточного пространства в завязи семязачаток на абаксиальном плодолистике имеет меньшие размеры, а плацента локализуется чуть ниже, чем в адаксиальном плодолистике. При этом объем и размеры обоих семязачатков приблизительно равны этим показателям одного семязачатка, формирующегося обычно в завязи. На поперечных срезах через гинецей видно, что нуцеллус маленького семязачатка, представляя собой лишь небольшой сегмент, как бы достраивает нуцеллус большого семязачатка до единого целого (рис. 6, *6—9*). Что касается интегумента, то его обычное кольцевидное строение (рис. 6, *9*) складывается из двух сегментов разной величины большого и маленького семязачатков (рис. 6, *6—8*).

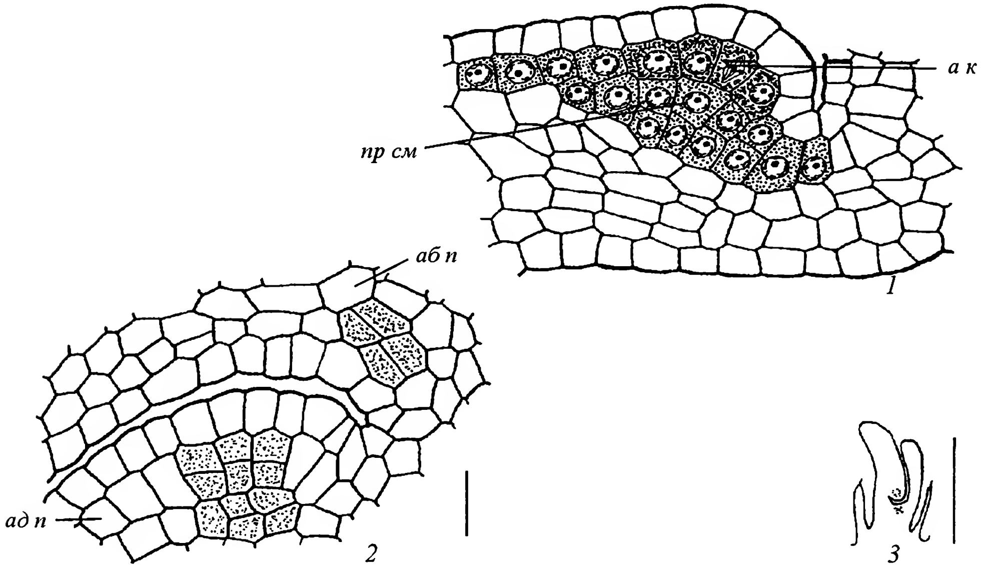


Рис. 5. Заложение семязачатка у *Ceratophyllum demersum* (*1*) и *C. submersum* (*2*, *3*).

1 — примордий семязачатка на плаценте адаксиального плодолистика; *2*, *3* — схема гинецея (*2*) и заложение семязачатков на плаценте адаксиального и абаксиального плодолистиков (*3*). *а к* — археспориальная клетка, *пр см* — примордий семязачатка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка, мкм: *1*, *2* — 20; *3* — 100.

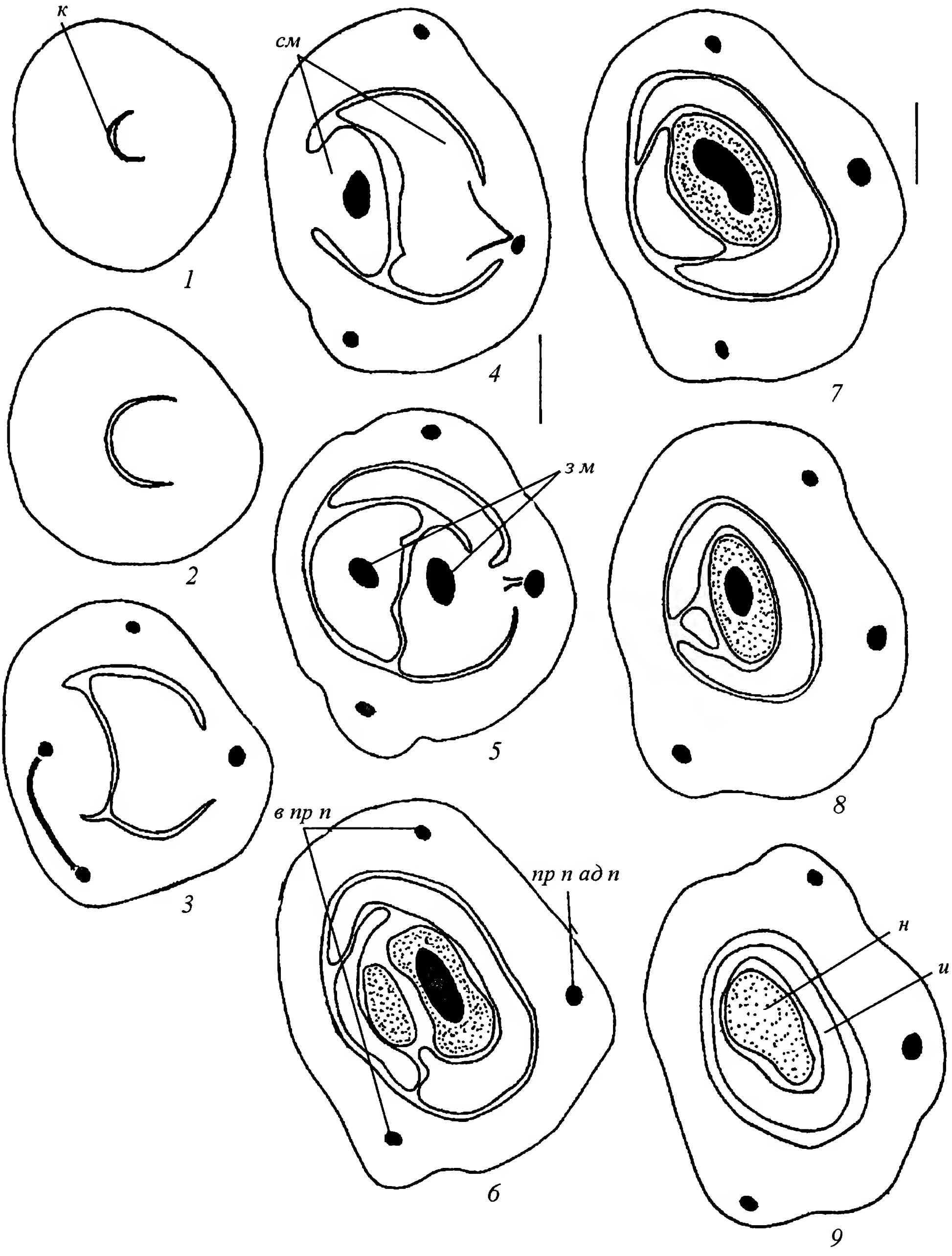


Рис. 6. Строение гинецея у *Ceratophyllum demersum* при формировании в нем двух семязачатков (серийные поперечные срезы).

1 — основание столбика; *2* — верхняя часть завязи; *3* — плаценты обоих плодолистиков с проводящим пучком семязачатка, отходящего от пучка абаксиального плодолистика; *4*, *5* — контакт плаценты с пахихалазой каждого семязачатка, виден пучок, отходящий от пучка адаксиального плодолистика; *6* — дифференциация в каждом семязачатке нуцеллуса и интегумента; *7—9* — исчезновение структур семязачатка абаксиального плодолистика. *в пр п* — вентральный проводящий пучок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—5. Масштабная линейка — 100 мкм.

Примечательной особенностью завязи такого гинецея является изменение ее формы на поперечном срезе. При наличии одного семязачатка завязь уплощается в сагиттальной плоскости, при этом на противоположных сторонах возникающего в ней ребра располагаются медианные проводящие пучки плодолистиков (рис. 2, *1*—*9*). При формировании двух семязачатков уплощение завязи происходит в билатеральной плоскости (рис. 6, *1*—*9*). Следует обратить внимание и на характер проводящей системы в завязи такого строения. В абаксиальном плодолистике медианный проводящий пучок не дифференцируется, а в месте срастания краев обоих плодолистиков формируются вентральные пучки, от одного из которых в маленький семязачаток ответвляется плацентарный пучок (рис. 6, *3*—*9*). Возможно, что медианная жилка в стерильном плодолистике в случаях формирования в завязи одного семязачатка является вторичной и возникла в результате слияния двух вентральных пучков. Происходящее одновременно исчезновение вентральных проводящих пучков и изменение места локализации плаценты с вентральной стороны на

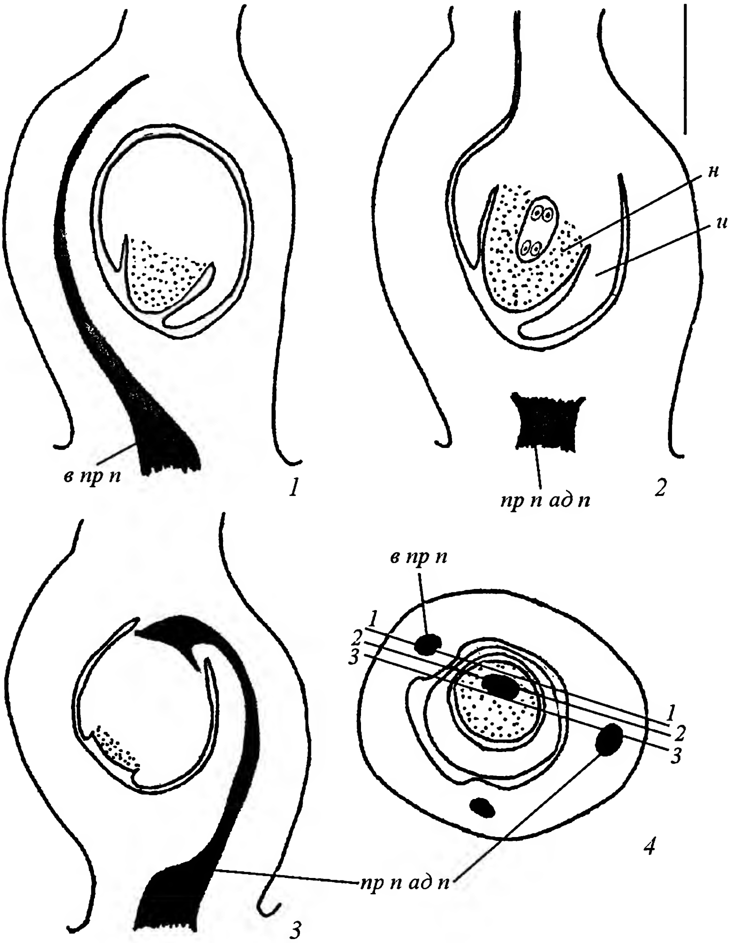


Рис. 7. Строение гинецея у *Ceratophyllum demersum* с вентральными проводящими пучками.

1—*3* — серийные билатерально-сагиттальные срезы через стенку завязи: *1* — с вентральным проводящим пучком, *2* — вблизи вентрального проводящего пучка в области срастания краев двух плодолистиков гинецея и дорзального пучка адаксиального плодолистика, *3* — вблизи дорзального проводящего пучка адаксиального плодолистика, *4* — поперечный срез через гинецей. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—6. Масштабная линейка — 100 мкм.

дорзальную привело в ходе эволюции к редукции семязачатка на абаксиальном плодолистике.

Высказанное предположение находит свое подтверждение при анализе завязей с одним семязачатком, характер проводящей системы в которых (2 вентральных проводящих пучка и только один медианный пучок, локализованный в адаксиальном плодолистике) напоминает состояние завязи с двумя семязачатками с той лишь разницей, что плацентарный пучок отсутствует (рис. 7, *1—4*). Серийные билатерально-сагиттальные срезы через медианный и вентральный пучки указывают на разную толщину стенки завязи, которая как в области медианного проводящего пучка, так и в местах слияния вентральных краев двух плодолистиков и формирования здесь проводящих пучков оказывается почти в 2 раза массивнее, чем в других частях стенки (рис. 7, *1, 3*). О возможности возникновения паракарпного гинецея в результате слипания и постгенитального срастания вентральных краев двух плодолистиков свидетельствуют случаи выявления линии, разделяющей эти края, при этом в области контакта выявляются самостоятельные эпидермальные слои, представленные таблитчатыми клетками секреторного типа (рис. 8, *1, 2*).

Ранее при описании общей морфологии гинецея нами была отмечена его структурная дифференциация на завязь, столбик и рыльце, при этом между завязью и столбиком нередко видна выемка. Последняя особенно выявляется при изгибании столбика, что может происходить не только к моменту опыления, но и на более ранних стадиях развития (рис. 9, *2*; 10, *1, 3*). Проведенное исследование показало, что степень выраженности рыльца и соотношение длины рыльца и столбика очень изменчивы как у разных видов *Ceratophyllum*, так и в пределах одного вида. Прежде всего, в обоих плодолистиках выявлено наличие рудиментарных рылец (рис. 9, *1*) либо рылец одинаковой длины (рис. 10, *1*) наряду с формированием асимметричных рылец. На основании соотношения длины столбика или стилодиев и длины рыльца фертильного плодолистика у видов роголистника можно выделить коротко-, средне- и длинностолбчатые формы растений (рис. 9, *2—5*). Еще одной особенностью строения гинецея является разная степень смыкания стилодиев (в верхней части, до середины, по всей длине) и, возможно, слипание лишь их краев (рис. 10, *3—5*) наряду с постгенитальным образованием столбика.

Следует обратить внимание на случаи двулопастного строения рыльца абаксиального плодолистика (рис. 10, *2*). Исследование показало, что одна лопасть возникает за счет периклинальных делений эпидермальных клеток, как и рыльце адаксиального плодолистика. Однако вторая лопасть формируется в результате периклинальных делений субэпидермальных клеток. Подобный характер формирования рыльца напоминает развитие интегумента у *Ceratophyllum* за счет инициалей двух интегументов различного происхождения, в результате чего апикальная часть единственного интегумента соответствует внутреннему интегументу и формируется за счет эпидермальных инициалей, а его средняя и базальная части соответствуют наруж-

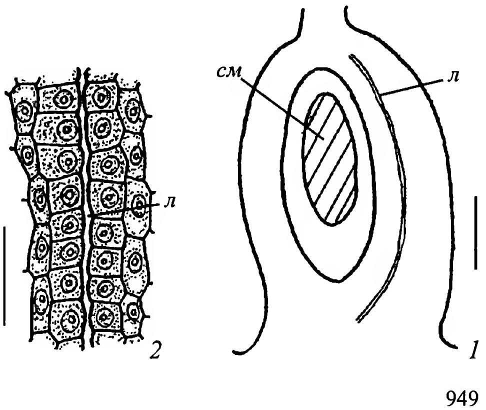


Рис. 8. Слипание вентральных краев паракарпного гинецея *Ceratophyllum submersum*.

1, 2 — линия, разделяющая края двух плодолистиков. *л* — линия. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка, мкм: *1* — 30, *2* — 100.

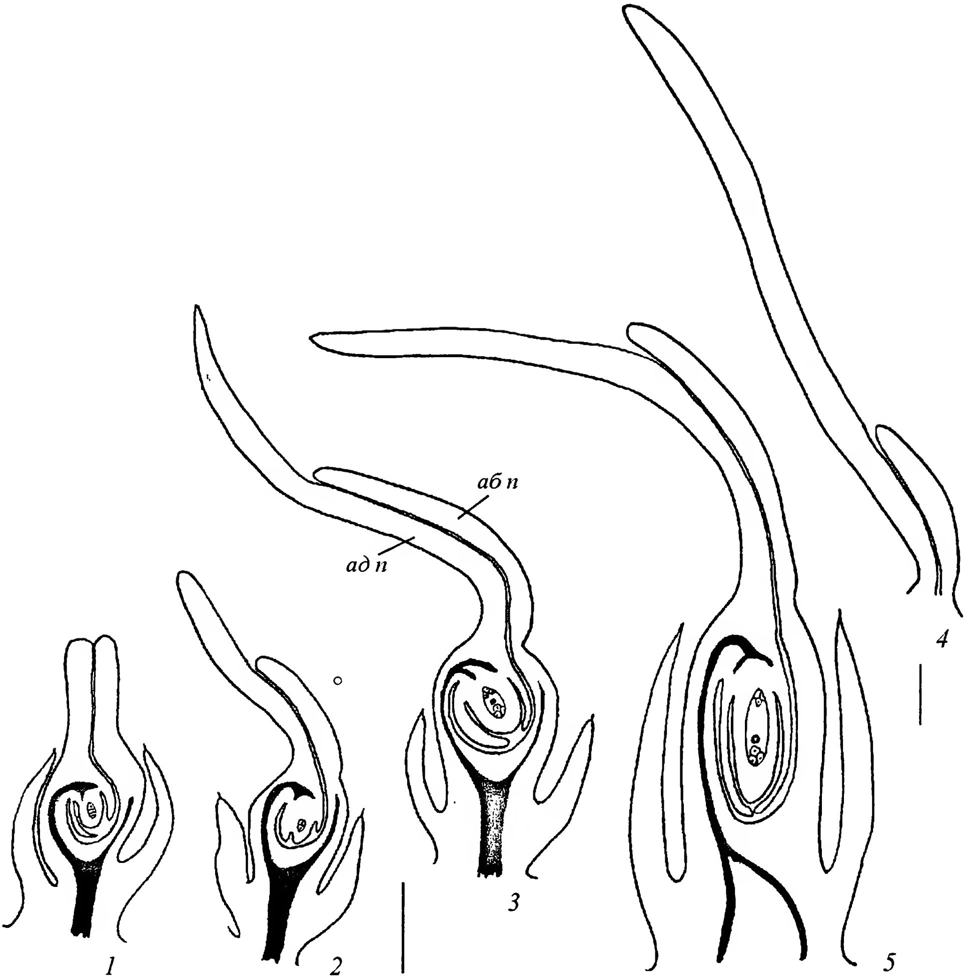


Рис. 9. Вариации в строении рыльца и столбика и соотношение их длины в гинецее у *Ceratophyllum demersum* (*1*—*4*) и *C. submersum* (*5*).

Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 100 мкм.

ному интегументу и образуются за счет субэпидермальных инициалей (Шамров, 1997). Этот факт указывает на возможность участия трех плодолистиков в образовании гинецея роголистников.

Завершая изложение материала этого раздела статьи, укажем на некоторые особенности, проявляющиеся в асимметричности формирующихся структур. Чаще всего это проявляется в разной степени развития рылец (более развито рыльце адаксиального плодолистика), интегумента (более развит он со стороны адаксиального плодолистика), проводящей системы завязи (более мощный и протяженный проводящий пучок формируется в адаксиальном плодолистике; в абаксиальный плодолистик иногда пучок лишь входит либо оба пучка из проводящей системы ножки гинецея объединяются в один проводящий пучок адаксиального плодолистика (рис. 9, *5*; 10, *1*).

Плод и формирование перикарпия. В литературе плод у *Ceratophyllum* определяют как орешек. Однако данные, полученные нами по морфогенезу гинецея, по-

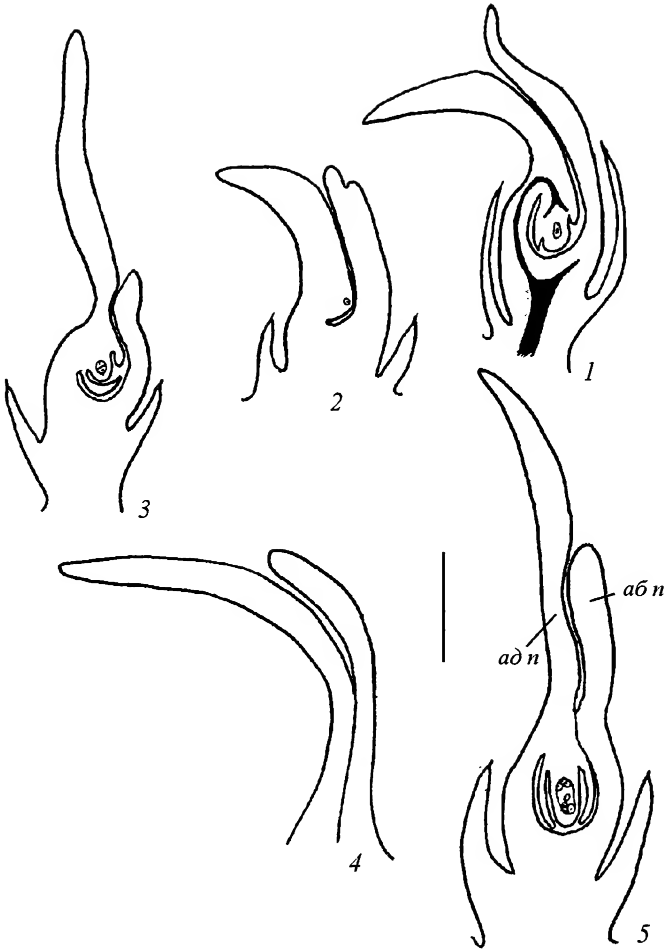


Рис. 10. Разная степень смыкания стилодиев в гинецее у *Ceratophyllum demersum* (*1*, *5*) и *C. submersum* (*1*, *2*, *4*).

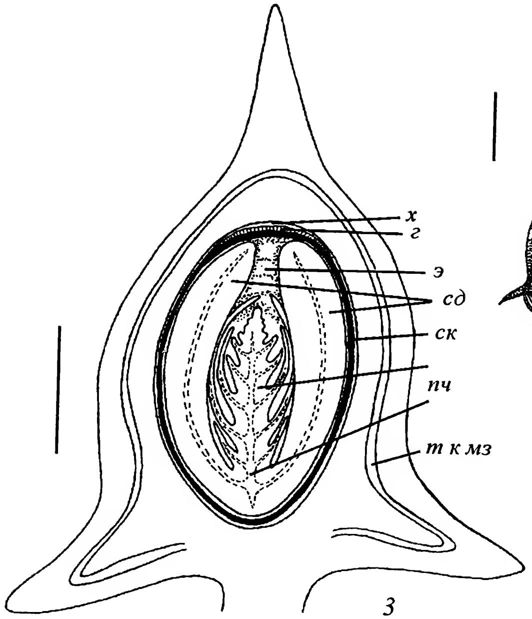
Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 100 мкм.

зволяют иначе классифицировать морфологический тип плода роголистников и рассматривать его не в системе апокарпиев, а среди ценокарпиев. Подробнее этот вопрос мы рассмотрим в заключительном разделе статьи.

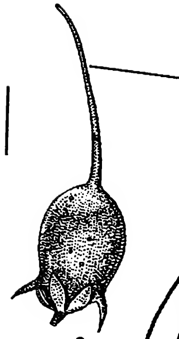
Перикарпий образует одревесневшие шиповидные, или крыловидные выросты. У *Ceratophyllum demersum* плод с 3 шипами: одним верхушечным и 2 базальными (рис. 11, *1*—*3*); у *C. platyacanthum* — с 5 шипами: одним верхушечным, 2 базальными и 2 боковыми; у *C. submersum* — с одним коротким верхушечным шипом.

Семя одиночное, висячее, удлиненно-продолговатой формы, слегка сплюснутое параллельно продольной оси зародыша, беловатого цвета. Семенная кожура формируется за счет наружной эпидермы нуцеллуса, оболочки клеток которой в зрелом семени одревесневают. Интегумент облитерируется до тонкой кутикулярной пленки.

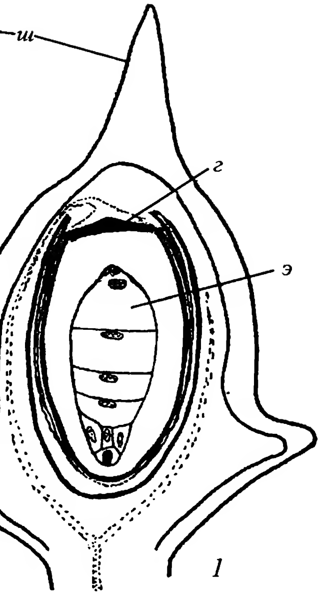
У *C. demersum* перикарпий формируется из стенки завязи (различия, которые наблюдаются в ее строении в областях, образованных различными плодолистиками, после оплодотворения практически не выявляются), которая во время мегаспо-



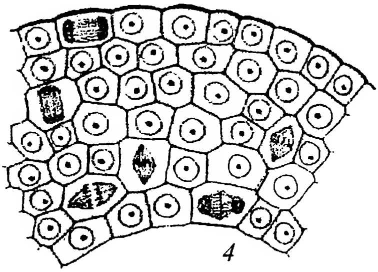
3



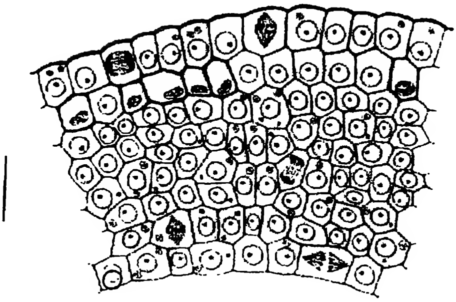
2



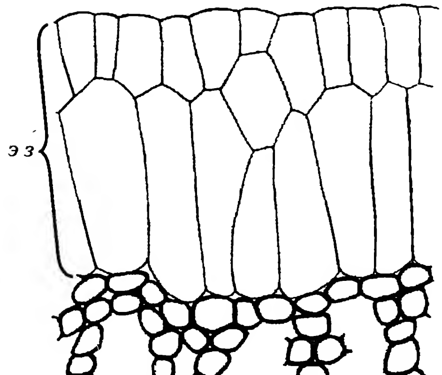
1



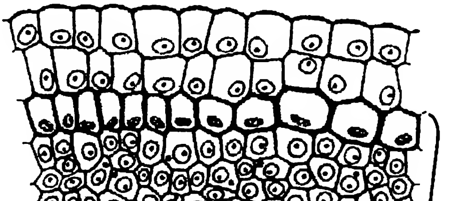
4



5



7



6

рогенеза представлена 5—7 слоями крупных густоплазменных клеток (рис. 11, *4*). В ходе дальнейшего развития происходит увеличение числа слоев и на стадии 2-ядерного зародышевого мешка стенка завязи состоит из 8—10 слоев (рис. 11, *5*). В отдельных клетках стенки завязи появляются единичные крахмальные зерна. Еще до оплодотворения выявляются признаки дифференциации будущего перикарпия, что проявляется в следующем. Ядра и цитоплазма некоторых клеток второго снаружи слоя начинают разрушаться, в протопласте аккумулируются танины, а оболочки клеток утолщаются. Одновременно с этим идут периклинальные деления в клетках наружной эпидермы и внутренних слоев, в результате чего стенка завязи становится 13—14-слойной с вентральной стороны обоих плодолистиков (рис. 11, *5*, *6*). С этого момента (еще до деления зиготы) в перикарпии четко выделяются экзо-, мезо- и эндокарпий. К экзокарпию относятся 2—3 наружных слоя клеток, к эндокарпию — внутренняя эпидерма перикарпия, клетки которой проявляют первые признаки дегенерации. Мезокарпий, характеризующийся гетерогенным строением своих слоев, на первых этапах эмбриогенеза образован 19—20 слоями. К стадии глобулярного зародыша утолщение оболочек и дегенерация всего содержимого клеток затрагивают еще 5—6 слоев, прилегающих к экзокарпию. Клетки внутренних 3—4 слоев мезокарпия вместе с клетками эндокарпия уплощаются и в них также происходит разрушение протопластов. В основании плода начинается заложение боковых шипов, в образовании которых принимают участие клетки мезокарпия (рис. 11, *1*). На заключительных стадиях созревания плода в периферических слоях мезокарпия образуются воздушные полости за счет разрушения его отдельных клеток.

Таким образом, в зрелом плоде экзокарпий представлен 2—3 слоями крупных удлиненных, слегка утолщенных клеток. Эндокарпий и прилегающие 4—5 слоев мезокарпия облитерируются Они образованы лишь остатками клеточных оболочек, которые часто формируют бесструктурную темно-окрашенную пленку вокруг семени. В оставшейся части мезокарпия клетки характеризуются утолщенными оболочками. В наружных 6—7 слоях, клетки которых рыхло связаны между собой, образуются воздушные полости. В области шипов число слоев сокращается до 3—4, при этом клетки становятся удлиненными и плотно соединенными. Клетки внутренних (10—12) слоев мезокарпия вытянуты по длине плода. Между ними обнаруживаются поровые канальцы (рис. 11, *2, 3, 7*). Воздушные полости и поровые канальцы облегчают вес зрелого плода и повышают его плавучесть. Ко времени прорастания семени экзокарпий и наружная часть мезокарпия с воздушными полостями обычно разрушаются.

У *C. submersum* клетки экзокарпия меньших размеров, а число слоев только 2. Наружная часть мезокарпия представлена 2—3 слоями, при этом образование воздушных полостей в них происходит раньше, чем у *C. demersum*. Строение перикарпия у C. *patyacanthum* сходно с формированием такого у *C. demersum*, за исключением числа слоев наружной области мезокарпия, которое составляет 4—5.

Рис. 11. Строение плода и формирование перикарпия у *Ceratophyllum demersum*.

1 — формирующийся плод на стадии глобулярного зародыша; *2*, *3* — зрелый плод; *4—7* — стадии формирования перикарпия: *4* — на стадии мегаспорогенеза, *5* — на стадии 2-ядерного зародышевого мешка, *6* — на стадии зиготы, *7* — в зрелом плоде. *г* — гипостаза, *мз* — мезокарпий, *пч* — почечка зародыша, *сд* — семядоля, *с к* — семенная кожура, *х* — халаза, *ш* — шип, *э* — эндосперм, *эд* — эндокарпий, *эз* — экзокарпий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка, мкм: *1—3* — 100, *4—7* — 20.

Обсуждение

Из проблем, затронутых в статье, хотелось бы обсудить морфологическую природу гинецея, тип плацентации, тип плода и возможные связи роголистниковых с близкородственными таксонами.

По строению гинецея у роголистниковых существуют многочисленные данные. В большинстве работ указывается на апокарпный тип гинецея (Eichler, 1878; Strasburger, 1902; Troll, 1934; Тахтаджян, 1964, 1987; Takhtajan, 1997; Endress, 2001). По мнению J. Klercker (1885), гинецей роголистников образован двумя плодолистиками, которые объединяются в ходе развития. В некоторых случаях им был обнаружен гинецей из 3 слитых плодолистиков. При анализе работ T. Eckard (1937, 1938) складывается мнение, что автор не пришел к окончательному выводу относительно гинецея у роголистников. В первой работе, ссылаясь на существование близких связей между сем. *Ceratophyllaceae* и порядком *Urticales*, он в качестве подтверждения привел исследование Klercker (1885), так как в обоих случаях гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками. Однако позже (Eckard, 1938) возникновение гинецея видов *Ceratophyllum* было описано на базе настоящей мономерии, т. е. в ходе сокращения числа элементов в полимерном апокарпном гинецее до одного. Эту точку зрения разделяет А. Л. Тахтаджян (Тахтаджян, 1964, 1987; Takhtajan, 1997). Существует мнение (Eames, 1961), что гинецей у *Ceratophyllum* псевдомономерный. Хотя в работе отсутствуют комментарии относительно его строения и механизма образования, бóльшую ценность представляют диагностические признаки псевдомономерных гинецеев, формирующихся на базе синкарпных: у таких гинецеев могут сохраниться внешние признаки их сложной природы в форме завязи, в числе столбиков или рылец, строении проводящей системы, наличии абортивных плодолистиков. С этим созвучно представление T. Eckardt (1938), который считал необходимым изучение не только морфологии, анатомии и васкулатуры гинецея, но и выявление особенностей его развития в динамике с особым акцентом на возникновение тератологических форм.

Прежде чем изложить нашу точку зрения по обсуждаемой проблеме, следует подчеркнуть, что дискуссионность вопроса состоит не только в том, сколько плодолистиков входит в состав гинецея роголистников. Не менее важным является трактовка проводящих пучков в гинецее и связанная с этим плацентация.

Многие авторы считают, что формирование псевдомономерного гинецея происходило на базе синкарпного типа (паракарпное строение, как правило, не рассматривается) в результате процессов редукции отдельных плодолистиков. При таком узком понимании проводящяя система и ход отдельных пучков также анализируются только в рамках синкарпного гинецея. Известно, что в односледовом плодолистике апокарпного гинецея многих растений сложный проводящий пучок из цветоложа разделяется на 3 простых пучка: один пучок (срединный, медианный) проходит вдоль спинки плодолистика (дорзальный проводящий пучок; он может быть двойным у некоторых растений, например *Drimys lanceolata* — Tucker, Gifford, 1964), а два других входят в края плодолистика (краевые, вентральные), от них отходят плацентарные пучки в семязачатки (Eckardt, 1937; Зажурило, Кузнецова, 1939; Troll, 1957; Eames, 1961; Тахтаджян, 1948, 1964; Тимонин, 2005). Эти понятия используются при описании и других типов гинецея. Однако в том случае, когда в псевдомономерном гинецее видно лишь одно гнездо и часть стенки завязи другого плодолистика (на одной из стадий редукции), не всегда с уверенностью, как это делает Eckardt (1937), можно определить, что карпель видимая как одна, могла возникнуть в процессе эволюции синкарпного гинецея. Нельзя исключать возможности ее формирования и на базе паракарпного гинецея. Применение терминологии для описания проводящих пучков при отсутствии промежуточных состояний от синкарпного гинецея к псевдомономерному может привести к ошибочным выводам и неправильному пониманию морфологической природы гинецея изучаемых растений.

Поскольку многие авторы характеризуют гинецей роголистников как мономерно-апокарпный, при характеристике его проводящих пучков один из них они называют дорзальным, а другой — вентральным. По мнению W. Troll (1934), очень трудно определить стороны плодолистика, так как он закладывается и растет сначала в форме мешка (крайне асцидиатный плодолистик, по Endress, 2001). Именно, исходя из классических представлений о строении отдельного плодолистика апокарпного гинецея (Chute, 1930; Troll, 1933; Eames, 1961), пучок, вблизи которого формируется семязачаток *Ceratophyllum*, был назван вентральным (Strasburger, 1902; Troll, 1934; Eames, 1961; Endress, 1994, 2001). Что касается типа плацентации, то она была определена как ламинально-медианная (Strasburger, 1902; Troll, 1934). Ее толкование в более поздних исследованиях А. Л. Тахтаджяна (1942, 1948) претерпело изменение и стало относиться к тем состояниям, когда семязачаток возникает вдоль спинки плодолистика. Поэтому предпочтительнее плацентацию в первом случае (при возникновении семязачатка на вентральной стороне плодолистика) называть ламинально-вентральной (Troll, 1933), а во втором случае — ламинально-дорзальной, или дорзальной (Тахтаджян, 1964). По мнению ряда исследователей (Тахтаджян, 1948, 1964, 1966, 1987; Eames, 1961; Takhtajan, 1997), семязачаток у роголистников формируется на дорзальной стороне плодолистика. Обладая этим признаком, *Ceratophyllum* обнаруживает сходство с *Cabomba*, *Brasenia* и *Nelumbo* (Troll, 1934) и отличается от представителей сем. *Nymphaeaceae*, тип плацентации которых определяется различно: диффузная (Van Tieghem, 1868), ламинально-латеральная (Зажурило, Кузнецова, 1939), ламинально-латеральная «диффузного типа» (Тахтаджян, 1942, 1948, 1964), ламинальная (Sastri, 1959; Gupta, Ahluwalia, 1977), ламинальная диффузная (Igersheim, Endress, 1998; Endress, 2001; Zhou, Fu, 2008). В исследовании, которое провел Troll (1934), была предложена схема трансформации плодолистика *Nelumbo* в плодолистик *Ceratophyllum*. Однако Тахтаджян (1964), основываясь на данных E. Saunders (1937), считает, что у *Cabomba*, *Brasenia* и *Nelumbo* дорзальная плацентация носит вторичный характер и возникла на базе ламинально-латеральной в результате небольших изменений в васкуляризации плодолистика. Более поздние исследования выявили медианное расположение плацент в гинецее видов сем. *Cabombaceae*: у *Brasenia* оба семязачатка прикреплены в центре на дорзальной стороне плодолистика, а у *Cabomba* 2 нижних семязачатка формируются на дорзальной, а один верхний — на вентральной стороне (Ito, 1986; Igersheim, Endress, 1998; Endress, 2001).

Таким образом, наше исследование подтвердило, с одной стороны, мнение о димерности гинецея у роголистников (Klercker, 1885), а с другой — точку зрения о псевдомономерном строении (Eames, 1961). Однако их данные крайне фрагментарны. Сведения об инициации гинецея *Ceratophyllum* в форме двух самостоятельных бугорков были подвергнуты критике (Strasburger, 1902). Тем не менее наличие этой стадии в морфогенезе гинецея роголистников нам кажется вполне естественным, о чем свидетельствуют случаи формирования гинецея из двух свободных плодолистиков (Takhtajan, 1997). Исследование, проведенное нами по морфогенезу гинецея с особым акцентом на характер проводящей системы и отклонения в ходе развития, свидетельствует о том, что у трех видов *Ceratophyllum* псевдомономерный, а точнее паракарпный, гинецей представлен двумя плодолистиками, различающимися строением и репродуктивной способностью. Карпели имеют общую конгенитально срастающуюся ножку. Об этом свидетельствует ход проводящих пучков, которые становятся самостоятельными не после вхождения проводящей системы в листочки околоцветника, а значительно выше. В обоих плодолистиках формируются медианные, а точнее дорзальные проводящие пучки. В фертильном плодолистике, характеризующемся более длинным рыльцем, на дорзальной плаценте формируется один ортотропный, крассинуцеллятный, унитегмальный семязачаток. В стерильном плодолистике сохраняется рудиментарная плацента и иногда образуется второй семязачаток, при этом завязь оказывается одногнездной и в ее стенке появляются вентральные пучки в месте срастания краев.

Наше представление о димерном строении гинецея у *Ceratophyllum* вполне согласуется с трактовкой гинецея *Nelumbo lutea* из двух плодолистиков — фертильного и стерильного (Van Leeuwen, 1963). На основании трехмерной реконструкции хода проводящих пучков этим автором было показано, что разветвленная проводящая система, в которой выявляются в большом количестве анастомозы, может быть разложена на 3 составляющие: бóльшая часть независимых пучков иннервирует цветоложе, в фертильный семязачаток входят отдельно дорзальный и 2 вентральных пучка, тогда как в стерильный — самостоятельный дорзальный пучок, который в верхней части завязи бифуркирует на 2 латеральных пучка, образуя b-комплекс.

У роголистников выявлены иные пути морфогенеза гинецея, включая полимерно-апокарпное состояние, что подтверждают случаи формирования 2—3 плодолистиков (Klercker, 1885; Takhtajan, 1997) и образования 3 элементов рылец — одного на адаксиальном плодолистике и двулопастного на абаксиальном плодолистике. Отклонения в морфогенезе гинецея проявляются также в наличии эпидермальных слоев в области контакта смежных краев двух плодолистиков наряду с асцидиатной формой завязи, возникающей в ходе конгенитального срастания; наличии в обоих плодолистиках рудиментарных рылец либо рылец одинаковой длины наряду с формированием асимметричных рылец; изменчивом соотношении длины столбика или стилодиев и длины рыльца фертильного плодолистика; смыкании и, возможно, лишь слипании краев стилодиев наряду с постгенитальным образованием столбика.

Полученные нами данные позволяют иначе классифицировать морфологический тип плода роголистников. В литературе обычно его определяют как сухой односемянный орешек (Muenscher, 1940; Каден, 1953; Тахтаджян, 1966, 1987; Les, 1988a-c; Takhtajan, 1997; Endress, 2001), при этом для многих видов (*Ceratophyllum demersum*, *C. echinatum*, *C. platyacanthum*) выявлено большое разнообразие в морфологии плодов, касающееся главным образом поверхности перикарпия и числа одревесневших шиповидных или крыловидных выростов (Muenscher, 1940; Шамров, 1981; Les, 1988a, b).

Обычно отмечается, что перикарпий роголистников состоит из двух частей: тонкого кожистого, часто сгнивающего экзокарпия и толстого деревянистого, почти каменистого эндокарпия (Klercker, 1885; Strasburger, 1902; Каден, 1953). Однако эти части выделены, по-видимому, лишь в статичных состояниях (на основании строения клеточных слоев зрелого плода) и не учитывают изменения, происходящие в стенке завязи и формирующемся перикарпии. Следует отметить, что в настоящее время наметились две тенденции в описании частей перикарпия: 1) исходя из зонального строения созревающего плода (во многих случаях зоны трудно разграничиваются не только морфологически, но и гистологически), 2) на основе генезиса разных зон. В своем исследовании мы постарались учитывать обе тенденции, однако ведущую роль все же играет специфика возникновения и становления зон перикарпия. Характеристика этих зон понимается разными авторами неодинаково. По мнению А. П. Меликяна и А. Г. Девятова (2001), экзокарпий — наружная зона перикарпия, обычно производная наружной эпидермы, эндокарпий — внутренняя зона, производная внутренней эпидермы плодолистиков, мезокарпий — средняя зона. Другие (Данилова, Кирпичников, 1985) считают, что экзокарпий — наружная зона перикарпия (в узком смысле — наружная эпидерма перикарпия, в широком смысле — наружный покров, включающий кроме эпидермы, гиподерму, а иногда и еще несколько субэпидермальных слоев), эндокарпий — внутренний слой перикарпия (обычно относят внутреннюю эпидерму, но иногда и другие слои), мезокарпий — зона околоплодника между экзо- и эндокарпием. Исследование гинецея и плода роголистников в динамике свидетельствует о том, что перикарпий зрелого плода образован тремя зонами, четко различающимися особенностями развития и строением. Экзокарпий возникает на базе клеток наружной эпидермы стенки завязи и представлен 2—3 слоями крупных удлиненных, слегка утолщенных клеток. Эндокарпий остается однослойным на всем протяжении развития. Известно, что мезокарпий часто дифференцирован на различные типы тканей (Меликян, Девятов, 2001). У роголистников в мезокарпии можно выделить 3 части. Прилегающие к эндокарпию клетки 4—5 слоев внутренней части облитерируются и в виде остатков клеточных оболочек часто формируют бесструктурную темно-окрашенную пленку вокруг семени. Клетки других частей мезокарпия характеризуются утолщенными оболочками. В его наружной части, состоящей из 6—7 слоев, клетки рыхло связаны между собой, в результате чего образуются воздушные полости. Клетки средней части мезокарпия (10—12 слоев) вытянуты по длине плода. Между ними обнаруживаются поровые канальцы. Таким образом, оболочка зрелого плода у *Ceratophyllum* сформирована не эндокарпием, а преимущественно мезокарпием разного строения, клетки которого характеризуются утолщенными стенками и создают жесткий, деревянистый околоплодник.

Существует большое число классификаций типов плодов покрытосеменных растений (Тахтаджян, 1948, 1964; Каден, 1947, 1961, 1965; Левина, 1961, 1967, 1974, 1987; Бобров и др., 2008).

Разнообразие плодов определяется тремя группами признаков: строением околоплодника; способом вскрывания; особенностями, связанными с распространением. Определяющим морфологическим признаком формирующегося плода является гинецей, на основании строения которого различают апокарпные и ценокарпные плоды. Среди апокарпиев различают полимерные и мономерные, многосемянные и односемянные плоды. По признакам внешней морфологии плоды делятся на сочные и сухие, вскрывающиеся и невскрывающиеся. С нашей точки зрения, более предпочтительным является вариант системы Тахтаджяна (1948, 1964), в которой учитываются особенности ценокарпиев, разделенных на синкарпии, паракарпии и лизикарпии. Хотя признаки строения околоплодника учитываются при характеристике типов плодов, в большинстве существующих систем не приводятся подробные данные о том, как формируется перикарпий. Отчасти этот пробел восполнен в одной из современных классификаций (Бобров и др., 2008), однако она сложна для восприятия, изобилует большим числом новых типов и вариантов, которые зачастую рассматриваются лишь в эволюционном плане.

Поскольку плод у роголистников определяют как орешек, попробуем составить его характеристику. Он относится к апокарпным сухим односемянным невскрывающимся плодам. По мнению Тахтаджяна (1948, 1964), внутренняя и средняя зоны околоплодника орешка состоят из более или менее одревесневших, часто склеренхимных клеток, а наружная — всегда из тонкостенной паренхимы. Как мы видим, такое описание перикарпия основано лишь на морфологических особенностях его зон. У роголистника одревесневшая жесткая часть перикарпия образована только мезокарпием. Его гинецей является не апокарпным, а псевдомономерным, а точнее паракарпным, состоящим из двух плодолистиков. Из этого следует, что плод *Ceratophyllum* должен быть помещен среди ценокарпиев, а точнее среди паракарпиев. Тип плода очень близок по особенностям формирования к таким сухим односемянным плодам, как семянка (из двух плодолистиков) и зерновка: плод трактуют как паракарпный из 3 плодолистиков — Тахтаджян (1966), псевдомономерный на тримерной основе — Eckardt (1937) и мономерно-апокарпный — Каден (1959). Плоды на основе псевдомономерного гинецея, в которых наблюдается исчезновение рудиментов стерильных плодолистиков, Р. Е. Левина (1987) называет вторично-мономерными и рассматривает их как ценокарпии. Плоды, сходные с костянкой, но возникающие из ценокарпного гинецея, принято называть пиренариями (Меликян, Девятов, 2001), хотя некоторые авторы относят их к костянкам (Левина, 1987; Spjut, 1994). К таким плодам можно отнести костянки *Cerasus vulgaris* из сем. Rosaceae, которые формируются на базе псевдомономерного, синкарпного, гинецея (Шамров, Яндовка, 2008). Считаем, что такой подход можно использовать и при определении типа плода у роголистника, отнеся его к паракарпным орешкам.

В заключение обсудим некоторые вопросы систематического положения и филогенетических взаимосвязей порядка *Ceratophyllales* и сем. *Ceratophyllaceae*. Обычно для этих целей привлекаются данные по близкородственным таксонам, таким как нимфейные (в широком смысле слова — порядки *Ceratophyllales, Nymphaeales* и *Nelumbonales*). Несомненно, что порядок *Ceratophyllales* по ряду характеристик (паракарпный гинецей; плод — паракарпный орешек; унитегмальный, пахихалазальный, афуникулярный семязачаток; семя с крупным зародышем, остатками эндосперма и без перисперма; семя без семенной кожуры, функцию которой выполняют сохраняющиеся толстостенные клетки эпидермы нуцеллуса) является более продвинутым в группе нимфейных растений (Шамров, 1997, 2000а, 2008, настоящее исследование). Ряд признаков являются общими для порядков *Ceratophyllales* и *Nelumbonales*: семязачаток крассинуцеллятный, с пахихалазой; семя с крупным зародышем, без перисперма, с остатками эндосперма; плод — односемянный орешек.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-01091).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М., Шамров И. И., Яковлева О. В. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1499—1516.

Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М., 2008. 417 с.

Волгин С. А, Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 63—74.

Данилова М. Ф., Кирпичников М. Э. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 8—31.

Зажурило К. К., Кузнецова Е. А. Природа диффузной плацентации по анализу *Nymphaeaceae* и *Butomaceae* // Тр. Воронеж. ун-та. 1939. Т. 10. Вып. 5. С. 79—98.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Каден Н. Н. Генетическая классификация плодов // Вестн. Моск. ун-та. 1947. Т. 12. С. 31—42.

Каден Н. Н. Плоды и семена среднерусских роголистниковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58. Вып. 3. С. 82—85.

Каден Н. Н. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным васкулярной анатомии и онтогении // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1959. № 3. С. 147—159.

Каден Н. Н. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 4. С. 496—504.

Каден Н. Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 775—787.

Левина Р. Е. О классификации и номенклатуре плодов // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 4. С. 488—495.

Левина Р. Е. Плоды (морфология, экология, практическое значение). Саратов, 1967. 215 с.

Левина Р. Е. Морфология и типы плодов. Ульяновск, 1974. 32 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Меликян А. П., Девятов А. Г. Основные карпологические термины. М., 2001. 47 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Соколов Д. Д., Ремизова М. В., Тимонин А. К, Оскольский А. А. Срастания органов в цветках покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетическое значение // Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы (23—27 января 2006 г.). Казань, 2006. С. 99—101.

Тахтаджян А. Л. Структурные типы гинецея и плацентация семязачатков // Изв. Арм. филиала АН СССР. 1942. Т. 3—4 (17—18). С. 91—112.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л.,1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Плодолистики, или карпелли // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 31—33.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тимонин А.К. Большой практикум по ботанике: цветок. М., 2005. 34 с.

Шамров И. И. Некоторые данные по антэкологии *Ceratophyllum* // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 703—706.

Шамров И. И. Эмбриология сем. *Ceratophyllaceae* (роголистниковые) в связи с его систематическим положением : Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 206 с.

Шамров И. И. Антэкологическое исследование трех видов *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1357—1366.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum (Ceratophyllaceae)* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. О значении признаков строения и развития семязачатка для систематики // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 7. С. 101—107.

Шамров И. И. Репродуктивная стратегия роголистниковых (*Ceratophyllaceae*) // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000б. Т. 3. С. 469—479.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М., 2008. 350 с.

Шамров И. И., Бабро А. А. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (*Ericaceae*) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 1. С. 58—74.

Шамров И. И., Жинкина Н. А. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii (Campanulaceae)* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 19—34.

Шамров И. И., Яндовка Л. Ф. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 78—90.

Bailey I. W., Swamy B. G. L. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38. N 5. P. 373—379.

Barabe D., Chretien L., Forget S. On the pseudomonomerous gynoecia of the *Arecaceae* // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 2—3. P. 139—143.

Chute H. M. The morphology and anatomy of the achene // Amer. J. Bot. 1930. Vol. 17. N 8. P. 703—722.

Eames A. Morphology of angiosperms. New York; Toronto; London, 1961. 518 p.

Eckardt T. Das pseudomonomere Gynoeceum // Chronica Bot. 1938. Bd 4. H. 3. S. 206—208.

Eckardt T. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung der pseudomonomeren Gynoeceums // Nova Acta Leopoldina. N. F. 1937. Bd 5. S. 1—112.

Eichler A. W. Ceratophyllaceae // Blüthendiagramme. Leipzig, 1878. S. 67—70.

Endress P. K. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms // Taxon. 1982. Vol. 31. N 1. P. 48—52.

Endress P. K. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances // Pl. Syst. Evol. 1994. Vol. 192. N 1—2. P. 79—97.

Endress P. K. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 5. P. 1111—1140.

Endress P. K., Igersheim A. Pattern of angiospermy in basal angiosperms // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. Suppl. P. 190.

Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium diversity and evolution in basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 6 (Suppl.). P. 211—223.

Ehrendorfer F. Spermatophyta, Samenpflanzen // Denffer von D., Ehrendorfer F., Mägdefrau K., Ziegler H. Lehrbuch der Botanik. Jena, 1978. S. 698—855.

Frank D. H. The morphological interpretation of epiascidiate leaves — an historical perspective // Bot. Rev. 1976. Vol. 42. N 3. P. 345—388.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1933. 460 S.

Gupta S. C., Ahluwalia R. The carpel of *Nelumbo nucifera* // Phytomorphology. 1977. Vol. 27. N 3. P. 274—282.

Ito M. Studies in the floral morphology and anatomy of *Nymphaeales*. III. Floral anatomy of *Brasenia schreberi* Gmel. And *Cabomba caroliniana* A. Gray // Bot. Mag. (Tokyo). 1986. Vol. 99. N 1054. P. 169—184.

Klercker J. E. F. Sur l' anatomie et de développement de *Ceratophyllum* // Bihang Till Kongl. Svensk. Vet.-Akad. Handl. 1885. Bd 9. N 10. S. 6—23.

Leinfellner W. Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich // Bot. Archiv. 1941. Bd 42. H. 1. S. 1—43.

Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. Bot. Zeitschr. 1950. Bd 97. H. 3—5. S. 403—436.

Leinfellner W. Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen // Österr. Bot. Zeitschr. 1951. Bd 98. H. 3. S. 338—358.

Leinfellner W. Über die Karpelle verschidener *Magnoliales*. VIII. Überblick über alle Familien der Ordnung // Österr. Bot. Zeitschr. 1969. Bd 117. H. 1. S. 107—127.

Les D. H. The evolution of achene morphology in *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*). II. Fruit variation and systematics of the «spiny-margined» group // Syst. Bot. 1988a. Vol. 13. N 1. P. 73—86.

Les D. H. The evolution of achene morphology in *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*). III. Relationships of the «facially-spined» group // Syst. Bot. 1988b. Vol. 13. N 4. P. 509—518.

Les D. H. The origin and affinities of the *Ceratophyllaceae* // Taxon. 1988c. Vol. 37. P. 326—345.

Les D. H. The evolution of achene morphology in *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*). IV. Summary of proposed relationships and evolutionary trends // Syst. Bot. 1989. Vol. 14. N 2. P. 254—262.

Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in *Celastrales* (*Celastraceae, Parnassiaceae, Lepidobotryaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 149. N 2. P. 129—194.

Muenscher W. C. Fruits and seedlings of *Ceratophyllum* // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27. N 4. P. 231—233.

Sastri R. L. N. The vascularization of the carpel in some *Ranales* // New Phytol. Vol. 58. N 3. P. 306—309.

Sattler R. A new approach to gynoecial morphology // Phytomorphology. 1974. Vol. 24. N 1—2. P. 22—34.

Saunders E. R. Floral morphology. A new outlook with special reference to the interpretation of the gynaeceum. Cambridge, 1937. 132 p.

Schaeppi H. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceums der Resedaceen // Planta. 1937. Bd 26. S. 470.

Spjut R. W. A systematic treatment of fruit types // Mem. New York Bot. Gard. 1994. Vol. 70. P. 1—182.

Strasburger E. Ein Beitrag zur Kenntniss von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen // Jahrb. Wissensch. Bot. 1902. Bd 37. H.3. S. 477—525.

Swamy B. G. L., Periasamy K. The concept of the conduplicate carpel // Phytomorphology. 1964. Vol. 14. N 2. P. 319—327.

Taylor D. W. Angiosperm ovules and carpels: their characters and polarities, distribution in basal clades, and structural evolution // Postilla. 1991. Vol. 208. P. 1—40.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Troll W. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt // Planta. 1928. Bd 6. H. 2. S. 255—276.

Troll W. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. III. Über das Gynaeceum von *Nigella* und einiger anderer Helleboreen // Planta. 1933. Bd 21. H. 2. S. 266—291.

Troll W. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. IV. Über das Gynaeceum der Nymphaeaceen // Planta. 1934. Bd 21. H. 3. S. 447—485.

Troll W. Die morphologische Natur der Karpelle // Chronica Bot. 1939. Bd 5. H. 1. S. 38—41.

Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena, 1957. 420 S.

Tucker S. C., Gifford E. M. Carpel vascularization of *Drimys lanceolata* // Phytomorphology. 1964. Vol. 14. N 2. P. 197—203.

Van Leeuwen W.A. M. A study of the structure of the gynoecium of *Nelumbo lutea* (Willd.) Pers. / Acta Bot. Neerl. 1963. Vol. 12. N 1. P. 84—97.

Van Tieghem M. P. Recherches sur la structure du pistil et sur l' anatomie comparée de la fleur. Paris, 1868. 261 p.

Wilmot-Dear M. Ceratophyllum revised — a study in fruit and leaf // Kew Bull. 1985. Vol. 40. N 2. P. 243—271.

Zhou Q., Fu D. Reproductive morphology of *Nuphar* (*Nymphaeaceae*), a member of basal angiosperms // Pl. Syst. Evol. 2008. Vol. 272. N 1—4. P. 79—96.

SUMMARY

The gynoecium and fruit genesis in *Ceratophyllum demersum. C. platyacanthum* and *S. submersum* was studied. The pseudomonomeric, precisely paracarpous gynoecium consists of two carpels, differing by their structure and reproductive ability. The fertile carpel is characterized by longer stigma. One orthotropous, crassinucellate, unitegmic ovule arises on its dorsal placenta, which is supplied by thick medial vascular bundle. In the sterile carpel an ovule is usually not formed in spite of existence of rudimentary placenta and medial vascular bundle. Both bundles of the gynoecium are dorsal rather than ventral. In *Ceratophyllum* species, like a number of extant basal primitive angiosperms, un-co-ordinated behaviour features during formative processes are revealed. These features manifest themselves at early stages of development as several pathways of the gynoecium morphogenesis. *Ceratophyllum* is inherent in formation of multi-apocarpous gynoecium together with paracarpous one. Other features are following: borders of two carpels may only be appressed to each other, though ascidiate congenital ovary is formed; appearance of rudimentary stigmata, or equal ones besides asymmetrical stigmata in both carpels; changeable ratio of style / stylodia and stigma length of fertile carpel (short-, medium- and long-stigmatic plants forms); the stylodia borders may only contact and appress to each other together with postgenital fusion; the formation of the second ovule on the placenta of sterile carpel. The obtained data allows classifying this morphological fruit type among coenocarpous fruits.

СООБЩЕНИЯ

УДК 574 583 (28) :581

© О. А. Ляшенко

АЛЬГОЦЕНОЗЫ ТОЛЩИ ПЕСКА В ПОГРАНИЧНОЙ ЗОНЕ «ВОДА—БЕРЕГ» РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

O. A. LYASHENKO. ALGAL COENOSES OF THE SAND LAYER OF THE ARENAL ZONE IN THE RYBINSK RESERVOIR

ФНГУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства»,
199053 Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26,
Факс (812)3236051
E-mail ksenia892@mail.ru

Поступила 11.11.2006
Окончательный вариант получен 07.10.2008

В 2003—2005 гг. впервые проведено изучение водорослей псаммона аренали наибольшего в волжском каскаде Рыбинского водохранилища. Определены таксономический состав фитопсаммона, количественное развитие и его изменения на различных участках аренали и по сезонам. Оценено соотношение количественного развития сообществ водорослей планктона и псаммона и влияние фитопланктона на состав фитопсаммона. Показано, что фитопсаммон Рыбинского водохранилища формируют в основном диатомовые водоросли, в меньшей степени — синезеленые и зеленые, в отдельных случаях преобладают мелкие жгутиковые формы. Роль планктонных водорослей в образовании альгоценозов толщи песка в прибрежье невелика. В сезонных изменениях состава и количественных показателей развития фитопсаммона не выявлено определенных закономерностей. Численность и биомасса водорослей псаммона выше, чем планктонных. Фитопсаммон может вносить заметный вклад в первичную продукцию прибрежной зоны водохранилища.

Ключевые слова: ареналь, фитопсаммон, фитопланктон, Рыбинское водохранилище.

Пограничная зона «вода-берег» по ряду экологических параметров существенно отличается от разделяемых ею экосистем. Песчаные отмели водоемов характеризуются неблагоприятными для живых организмов условиями обитания. Здесь наблюдаются значительные интервалы суточных изменений температуры, освещенности и влажности, концентрации кислорода и биогенных элементов. В водохранилищах дополнительным дестабилизирующим фактором в зоне аренали — слое песка, населенного псаммоном (Wiszniewski, 1934), является искусственное изменение уровня. Ранее предполагали отсутствие в аренали развитой флоры и фауны и только в XX в. было установлено, что и в этих условиях может развиваться специфическая псаммофильная биота, населяющая межпесчинковые пространства, заполненные интерстициальными водами (Засухин и др., 1927, Wiszniewski, 1934; Wasmund, Kowalczewski, 1982). Организмы, обитающие в экстремальных условиях, должны обладать высоким уровнем экологической устойчивости и рядом специальных приспособлений. В частности, в толще песка преобладают подвижные формы, способные к перемещению в горизонтальном и вертикальном направлениях.

Первичными продуцентами псаммофильных сообществ являются водоросли. Как всякое сообщество, развивающееся на границе сред, фитопсаммон можно рассматривать и как водный альгоценоз (водорослевое сообщество интерстициальных вод), и как разновидность почвенного альгоценоза, связанного с песками.

Фитопсаммон тесно взаимодействует с бентосными и планктонными водорослевыми сообществами, представители которых могут быть занесены в песок в результате гидродинамических процессов. Распространение фитопсаммона в глубь песка, в первую очередь, ограничено проникновением света. Специальные исследования показали, что водоросли сосредоточены преимущественно в слое песка 1—1.5 см, в крайнем случае, не глубже 2 см (Засухин и др., 1927; Neel, 1948). Важное значение для развития водорослей имеет гранулометрический состав песка, который влияет как на содержание в нем воды, так и на световые условия для фотосинтезирующих организмов. Зона аренали является транзитной для поступления веществ с водосбора в водоем. Существует предположение, что псаммофильные водоросли играют здесь важную роль в задержании и усвоении биогенных элементов (Ассман, 1947; Czernas, 1991). Показано, что концентрация биогенов в грунтовых водах на расстоянии 10 м от берега может быть на 100 % выше, чем в озерной воде (Misztal et al., 1997, 1998). Песчаные пляжи характеризуются очень высоким обилием фитопсаммона, доля которого в первичной продукции мелководной литорали может превышать долю фитопланктона (Wasmund, Kowalczewski, 1982; Czernas et al., 1991; Krupa et al., 1991).

Исследователи псаммона выделяют в аренали 3 основных зоны: гидроаренальная — от 1 м по дну до уреза воды, гигроаренальная — зона постоянного увлажнения озерными волнами и эуаренальная. Одни авторы отводят ей пространство от 0.5 до 1 м от уреза воды (за пределами досягаемости волн), другие — отодвигают эту зону на расстояние около 3 м от уреза и относят к ней наиболее удаленные от воды части пляжа со слоем сухого песка на поверхности (Wiszniewski, 1934; Сахарова, 1962; Гусляков, 2002; Ejsmont-Karabin, 2003). Соответственно обитающие в этих зонах организмы определяют как гидро-, гигро- и эупсаммон. Фитопсаммон этих зон может заметно различаться по составу и продуктивности (Czernaś et al., 1991). Высокое обилие водорослей эпипсаммона по сравнению с гидропсаммоном и особенно фитопланктоном ряда озер связывают с эвтрофным характером песчаного берега, который служит путем для поступления биогенов с водосбора (Misztal et al., 1997, 1998).

Исследование фитопсаммона пресных водоемов России предположительно началось с изучения песчаных пляжей р. Оки, в результате которого получены сведения о наличии в наносных песках богатой микрофлоры (Засухин и др., 1927). Тогда же для обозначения флоры и фауны песчаных пляжей был предложен термин «псаммон». Затем появилась серия работ о псаммоне озерных и речных песков (Wiszniewski, 1934; Неизвестнова-Жадина, 1937; Neel, 1948; Кордэ, 1950). В 1960-х годах был изучен псаммон и его водорослевая составляющая в Учинском водохранилище, определены количественные показатели развития фитопсаммона и его сезонная динамика (Баклановская, 1962; Сахарова, 1962). Известны также исследования псаммофильных водорослей озер Польши (Czernaś et al., 1991; Misztal et al., 1997, 1998; Cernas, Krupa, 2003) и песчаных пляжей Причерноморья (Гусляков, 2002).

В настоящей работе представлены результаты проведенного впервые изучения фитопсаммона береговой зоны крупного равнинного Рыбинского водохранилища — наибольшего в Волжском каскаде (площадь 4550км^2), среди грунтов литоральной зоны которого преобладают пески (Экологические.., 2001). Рассмотрены таксономический состав фитопсаммона, количественное развитие и его изменения в различных зонах аренали и по сезонам. Оценено соотношение количественного развития сообществ водорослей планктона и псаммона и влияние фитопланктона на формирование фитопсаммона.

Материал и методика

Фитопсаммон литоральной зоны Рыбинского водохранилища изучали в 2003—2005 гг. Пробы отбирали в юго-западной части Волжского плёса : в 2003 г. и июне 2005 г. — в районе пос. Борок, в 2004 г. и августе-сентябре 2005 г. — на небольшом о-ве Радомский.

Гидрологический режим водохранилища в годы исследований заметно различался (рис. 1). В мае 2003 г. из-за необоснованного пропуска талых вод уровень водохранилища был чрезвычайно низким для весеннего периода, аренальная зона была в значительной степени свободна от воды. В то же время осенью наблюдался дождевой паводок, в результате которого произошел подъем уровня водохранилища, и на исследуемом участке ширина свободной от воды песчаной зоны была менее 1 м. В 2004 г. высокий уровень водохранилища сохранялся практически в течение всего безлёдного периода, что привело с резкому сокращению площадей песчаных пляжей, ширина которых на о-ве Радомский не превышала 1 м. Уровень водохранилища в 2005 г. снижался от весны к осени и к окончанию безлёдного периода ширина песчаного пляжа там же оказалась более 10 м.

Гранулометрический состав песка на изученных участках был сходен. На обеих станциях преобладала фракция размерами 0.2—0.5 мм, составляющая на о-ве Радомский более 93 %, в районе пос. Борок, в месте отбора проб в 2003 г. — 73 %. На долю песчинок размерами от 0.1 до 0.2 мм приходилось соответственно 7 и 8 %, массы песка, 13 % массы песка в районе пос. Борок составляла фракция 0.5—1 мм.

Песчаный пляж, исследованный в районе пос. Борок в 2003 г., имеет северную экспозицию при достаточно высоком коренном береге, рядом находятся заросли ив. В литоральной зоне расположены куртины высшей водной растительности.

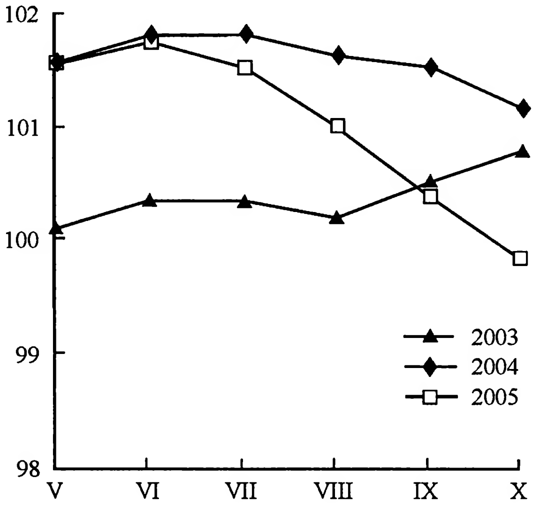


Рис. 1. Уровни Рыбинского водохранилища с мая по октябрь 2003—2005 гг.
По горизонтальной оси — месяцы, по вертикальной — уровни БС (Балтийской системы высот), м.

В июне 2005 г. горизонтальное распределение фитопсаммона изучалось в этом же районе на другом участке южной экспозиции, лишенном высшей водной растительности. Исследованный участок о-ва Радомский (2004 г. и август-сентябрь 2005 г.) — песчаный пляж, который при достаточно высоком коренном береге имеет восточную экспозицию, его литораль свободна от зарослей растительности.

Песок отбирали полым цилиндром диаметром 20 мм, руководствуясь правилами, установленными для проб фитобентоса и предполагающими 2—5 кратную повторность из-за неоднородности распределения донных организмов (Методика.., 1975). Пробу песка формировали из 5—8 повторностей.

В 2003 г. исследовали верхний сантиметровый слой песка, в 2004—2005 гг. — верхний 2-сантиметровый. В 2003 г. пробы отбирали с мая по октябрь на урезе и на берегу, на расстоянии 1 и 2 м от уреза воды, а в сентябре и октябре также под водой на расстоянии 1 м от уреза; в 2004 г. — четырежды за безлёдный период: в мае, июне, августе, сентябре на урезе и в 1 м от уреза как на берегу, так и в воде. При высоком уровне водохранилища площади песчаных пляжей существенно сокращались, что вносило коррективы в расстояние от уреза воды до места выемки песка на берегу. В 2004 г. из-за высокого уровня водохранилища пробы на берегу удалось отобрать только дважды — в августе и сентябре. В 2005 г. изучали в основном горизонтальное распределение псаммона: в июне песок брали на урезе и далее с интервалом в 10 см до 0.5 м и с интервалом в 0.5 м — до 2 м. В августе расстояния до уреза составили 0.1, 0.2, 0.5, 1, 1.5, 2 и 3 м, в сентябре 1—8 м (через 1 м). Во все сроки пробы также отбирали под водой в 1 м от уреза на глубине 10—30 см. Для отделения водорослей псаммона от песка в соответствии с известными методиками (Засухин и др., 1927; Cernas, Krupa, 2003; Ejsmont-Karabin, 2003) пробы песка тщательно промывали водой (фильтратом) известного объема при многократном интенсивном перемешивании и фиксировали. Степень извлечения водорослей из песка контролировали визуально под микроскопом.

Для оценки роли водорослей планктона в альгоценозах псаммона, а также для сравнения их количественного развития в 2003—2004 гг. одновременно с пробами фитопсаммона в литоральной зоне отбирали пробы фитопланктона, на расстоянии около 1 м от берега, а в 2003 г., кроме того, — непосредственно в районе уреза. Фитопланктон концентрировали фильтрацией на мембранных фильтрах. Численность водорослей планктона и псаммона подсчитывали в камере «Учинская», биомассу определяли счетно-объемным методом. Пробы фитопсаммона и фитопланктона фиксировали уксусно-йодо-формалиновым фиксатором (Методика.., 1975). Количественные показатели развития псаммона пересчитывали на единицу объема песка. Часть водорослей псаммона, представляющая сборную группу, которую при используемых методах исследования невозможно идентифицировать даже до отдела, определена как «жгутиковые формы» (фитофлагеллаты). Возможно, что большинство из них принадлежит к криптомонадам и золотистым водорослям. Не исключено, что в эту группу частично вошли и не содержащие хлорофилл формы, однако из-за невозможности их дифференциации все эти организмы условно включены в состав фитопсаммона.

Результаты и обсуждение

Количественные показатели развития водорослей псаммона в течение 3 лет исследований варьировали в широких пределах: численность изменялась от 34.26 до $2494 \cdot 10^9$ кл/м^3, биомасса — от 10.3 до 640.23 г/м^3. Численность и биомасса планктонных водорослей варьировали соответственно от 1020 до $1652 \cdot 10^6$ кл/м^3 и от 0.28 до 14.9 г/м^3.[1] В середине мая 2003 г. фитопланктон литорали Волжского плёса Рыбинского водохранилища характеризовался достаточно высокими значениями численности и биомассы, что соответствовало весеннему максимуму в сезонной динамике планктонных водорослей (рис. 2, *А*); по биомассе преобладали криптомонады и диатомовые (в основном из рода *Stephanodiscus*). Биомасса планктонных водорослей в мелководной зоне была выше, чем в непосредственной близости от уреза воды, в основном за счет большего количества криптомонад (рис. 2, *А*). К концу мая основу биомассы фитопланктона также составляли криптомонады и диатомовые, в районе уреза до 35 % биомассы приходилось на долю золотистых водорослей родов *Dinobryon* и *Chrysococcus*. К середине июня биомасса фитопланктона снижалась более чем на порядок, преобладали мелкие фитофлагеллаты (вероятнее всего, относящиеся к криптомонадам) и представители рода *Cryptomonas*. Середина июля характеризовалась увеличением биомассы фитопланктона (рис. 2, *А*) за счет вегетации синезеленых водорослей — *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *A. lemmermannii* P. Richt., *A. sheremetievi* Elenk. и других. В черте уреза фитопланктон был обильнее, чем на мелководье, различия в биомассе обусловливались в основном концентрацией здесь синезеленых водорослей. Максимальные за весь период наблюдений величины биомассы отмечены в конце августа. К этому времени состав доминирующих синезеленых водорослей изменился: преобладали *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., *Anabaena flos-aquae*. На мелководье биомасса водорослей планктона была существенно выше, чем возле уреза. Месяцем позже биомасса фитопланктона уменьшилась более чем на порядок (рис. 2, *А*), доминировали диатомовые, основу биомассы которых составляли *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim., *Stephanodiscus agassizensis* Hakansson et Kling при значительном участии видов родов *Navicula* и *Nitzschia*; возле уреза водоросли были более обильны, чем на мелководье. В конце октября здесь также преобладали диатомовые (рис. 2, *А*), а возле уреза наряду с ними доминировали жгутиковые формы (39 % общей биомассы).

Среди водорослей псаммона в середине мая на урезе воды по биомассе преобладали диатомовые (65 % общей биомассы) преимущественно родов *Nitzschia* и *Navicula*, мелкие фитофлагеллаты составляли 14 % (рис. 2, *Б*). Доминирующие в фитопланктоне виды рода *Stephanodiscus* встречались в крайне незначительных количествах. Далее на берегу количество водорослей псаммона существенно уменьшалось, на расстоянии 1 м их биомасса была в 7 раз ниже, чем на урезе. В конце мая биомасса водорослей псаммона была максимальной за весь период исследований 2003 г. (до 250 г/м^3 в 1 м от уреза воды) (рис. 2, *Б*). Наибольшим содержанием диатомовых отличался псаммон на урезе воды, где преобладали виды родов *Nitzschia* и *Navicula*. Доля видов *Stephanodiscus* не превышала 5 %. В песке на берегу доля жгутиковых форм в биомассе достигала 86 % (в 1 м от уреза). Отмечены также синезеленые *Oscillatoria tenuis* Ag. и *O. amoena* (Kütz.) Gom. В начале июня биомасса водорослей псаммона не превышала 78 г/м^3 (рис. 2, *Б*), преобладали жгутиковые формы — до 89 % общей биомассы (рис. 2, *Б*). В середине июля концентрация псаммофильных водорослей также была невысока, однако на урезе наблюдалось значительное количество (88 г/м^3) синезеленых водорослей, интенсивно вегетирующих в это время в планктоне. Предположительно, гидродинамические условия накануне отбора проб способствовали их поступлению в песок прибрежной зоны,

---

[1] Не учтены вызванные нагонными явлениями аномальные количественные показатели августа 2004 г.

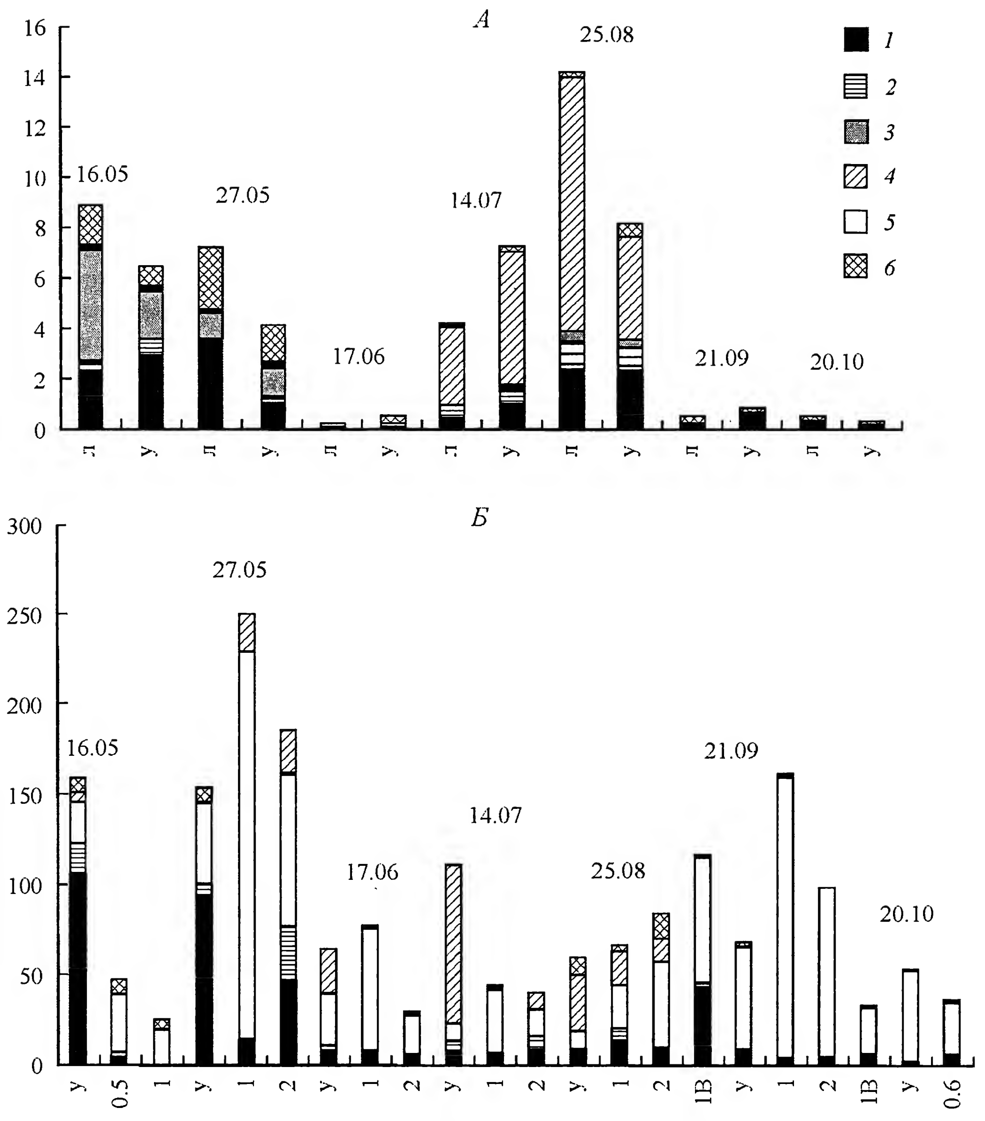


Рис. 2. Сезонные изменения биомассы фитопланктона (*А*) и фитопсаммона (*Б*) в прибрежье Рыбинского водохранилища в 2003 г.

Здесь и на рис. 3—5: по горизонтальной оси — места отбора проб: Л — литораль, У — урез, В — под водой; арабские цифры — расстояние от уреза до места отбора пробы на берегу, м; по вертикальной оси — биомасса, г/м^3. *1* — *Bacillariophyta*, *2* — *Chlorophyta*, *3* — *Cryptophyta*, *4* — *Cyanophyta*, *5* — жгутиковые, *6* — прочие.

где визуально отмечалась линия сине-зеленого цвета. Условия для вегетирующих в планктоне видов рода *Anabaena* здесь, вероятно, были крайне неблагоприятными, о чем свидетельствовало большое количество спор и одиночных гетероцист. В 1 м от уреза количество синезеленых было крайне невелико, а в 2 м от уреза оно возрастало уже за счет видов рода *Phormidium*. В целом, в псаммоне на берегу полностью доминировали мелкие жгутиковые, состав диатомовых был аналогичен отмечавшемуся весной и в начале лета. В конце августа в песке на урезе также наблюдалась повышенная концентрация синезеленых (рис. 2, *Б*), среди которых преобладала *Merismopedia elegans* A. Br; присутствовали и доминанты фитопланктона — виды родов *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*. *Merismopedia elegans* доминировали среди синезеленых на берегу в 1 и 2 м от уреза, а основу биомассы здесь, как и в июле, составляли жгутиковые (рис. 2, *Б*). В сентябре в псаммоне под водой до 35 % общей биомассы составляли диатомовые с преобладанием видов рода *Navicula*, чаще, чем на урезе и берегу, отмечались их планктонные формы. Максимальная биомасса фитопсаммона на берегу наблюдалась в 1 м от уреза, основу ее составляли жгутиковые. Диатомовые, как и под водой, были представлены в основном видами рода *Navicula*, синезеленые — *Oscillatoria tenuis* и *Merismopedia elegans*. К октябрю биомасса фитопсаммона под водой существенно снизилась, содержание диатомовых достигало 13 %. Фитопсаммон на урезе состоял практически только из жгутиковых форм, а в 0.6 м от него вновь несколько возрастало обилие диатомовых.

Зеленые водоросли в толще песка в течение 2003 г. наблюдались в незначительных количествах, в основном это были представители родов *Scenedesmus*, *Tetrastrum* и др. Из золотистых отмечены преимущественно виды *Chrysococcus*, из криптомонад — *Cryptomonas* и *Chroomonas acuta* Uterm. Периодически встречались в песке также одиночные экземпляры эвгленовых (*Euglena*) и динофитовых (*Gymnodinium*).

В мае 2004 г. в планктоне литоральной зоны о-ва Радомский интенсивно вегетировали диатомовые рода *Stephanodiscus* — *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Moller, *S. hantzschii* Grun., *S. binderanus* (Kütz.) Krieg, *Diatoma tenuis* Ag. и др. Диатомовые составляли более 80 % общей биомассы фитопланктона (рис. 3, *А*). Зеленые были представлены полидоминантным хлорококковым комплексом, синезеленые — видами *Oscillatoria* и *Lyngbya* ; в заметных количествах наблюдались жгутиковые формы. К концу июня доминирующий комплекс диатомовых формировали *Stephanodiscus hantzschii* и *Asterionella formosa* Hass. (41 и 20 % общей биомассы). Содержание синезеленых в общей биомассе не превышало 5 %, преобладала *Anabaena flos-aquae*. В середине августа на мелководье отмечалось чрезвычайно большое скопление синезеленых водорослей, в основном *Aphanizomenon flos-aquae*, предположительно вызванное ветровым нагоном. Биомасса фитопланктона составила

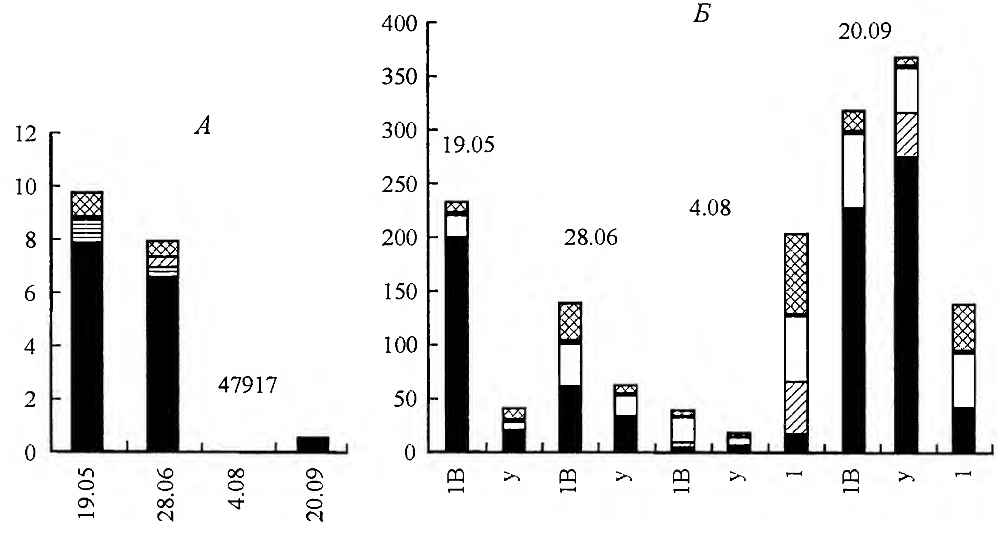


Рис. 3. Сезонные изменения биомассы фитопланктона (*А*) и фитопсаммона (*Б*) в прибрежье Рыбинского водохранилища в 2004 г.

47917 г/м^3. В конце сентября в мелководной зоне биомасса водорослей планктона была чуть более 0.5 г/м^3, 70 % приходилось на долю диатомовых, среди которых преобладали виды родов *Navicula* и *Nitzschia*.

В песке под водой в мае 2004 г. 85 % общей биомассы составляли диатомовые, преобладала *Navicula* sp., доля доминантов фитопланктона — водорослей рода *Stephanodiscus* и *Diatoma tenuis* — не превышала 0.5 %. На урезе содержание диатомовых с доминированием той же *Navicula* sp. снижалось до 55 %, до 33 % возрастало содержание жгутиковых. Биомасса фитопсаммона на урезе была в 7 раз ниже, чем на дне. К концу июня биомасса водорослей в песке под водой снизилась: 40 % составляли диатомовые (с преобладанием видов рода *Navicula*), более 30 % — жгутиковые (рис. 3, *Б*). Отмечались доминировавшие в фитопланктоне весной виды рода *Stephanodiscus* и *Diatoma tenuis*. Около 11 % общей биомассы давали зеленые, в основном виды родов *Scenedesmus*, *Tetrastrum*, *Chlamydomonas*. К урезу воды биомасса водорослей снижалась более чем вдвое (рис. 3, *Б*), половина ее приходилась на диатомовые (24 % — на долю планктонных видов рода *Stephanodiscus*), 30 % — на жгутиковые формы. В начале августа при массовом развитии синезеленых в планктоне невозможно было предотвратить попадание этих водорослей из воды в пробы песка со дна и уреза воды, поэтому *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* не учитывались при определении численности и биомассы фитопсаммона, хотя часть их при отборе проб в действительности находилась в толще песка. Количественное развитие водорослей псаммона без учета этих видов было невелико, минимальная их биомасса (17 г/м^3) была на урезе. При расчете численности и биомассы фитопсаммона на берегу в 1 м от уреза эти синезеленые были учтены как фактически находящиеся в толще песка и составили около 24 % общей биомассы. Треть биомассы давали жгутиковые формы, 11 % — криптомонады. Количество фитопсаммона на берегу без учета указанных синезеленых было в 9 раз выше, чем на урезе. В конце сентября отмечались максимальные для 2004 г. количественные показатели развития фитопсаммона (рис. 3, *Б*). Под водой в песке преобладали разнообразные диатомовые родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Achnanthes* и др. (70 % общей биомассы), 20 % приходилось на долю жгутиковых. На урезе воды в состав доминантов входили также синезеленые, в основном рода *Merismopedia*. В песке на берегу биомасса водорослей была более чем в 3 раза меньше, чем на урезе, кроме диатомовых и жгутиковых доминировали криптомонады.

В середине июня 2005 г. биомасса фитопсаммона не превышала 43 г/м^3 (рис. 4, *А*). Под водой в 1 м от уреза в песке доминировали диатомовые родов *Navicula* и *Nitzschia*, жгутиковые формы и криптомонады рода *Cryptomonas*. На урезе биомасса водорослей псаммона при аналогичном его составе снижалась в 1.7 раз. Более разнообразным здесь был диатомовый комплекс: кроме видов *Navicula* и *Nitzschia* часто отмечались представители родов *Surirella*, *Diploneis* и других. В 0.1 м от уреза при сходном количественном развитии фитопсаммона несколько выше была доля зеленых водорослей, в основном рода *Chlamydomonas* (рис. 4, *А*). В 0.2 м от уреза в псаммоне увеличивалась доля жгутиковых, в 0.3 м возрастала доля зеленых. Аналогичный состав и соотношение доминирующих групп наблюдались и в 0.4 м от уреза. Различия в общей биомассе псаммона от уреза до 0.4 м от него были незначительны (16—23 г/м^3). В 0.5 м от уреза биомасса фитопсаммона существенно снижалась (рис. 4, *А*) за счет уменьшения количества жгутиковых и криптомонад, количество диатомовых оставалось на том же уровне, их доля в общей биомассе возрастала до 70 %. В 1 м от уреза биомасса водорослей псаммона возросла в 4.5 раза, преобладали диатомовые (60 %), доля жгутиковых форм превышала 20 %. В 1.5 м от уреза биомасса водорослей в песке несколько снизилась, возросло

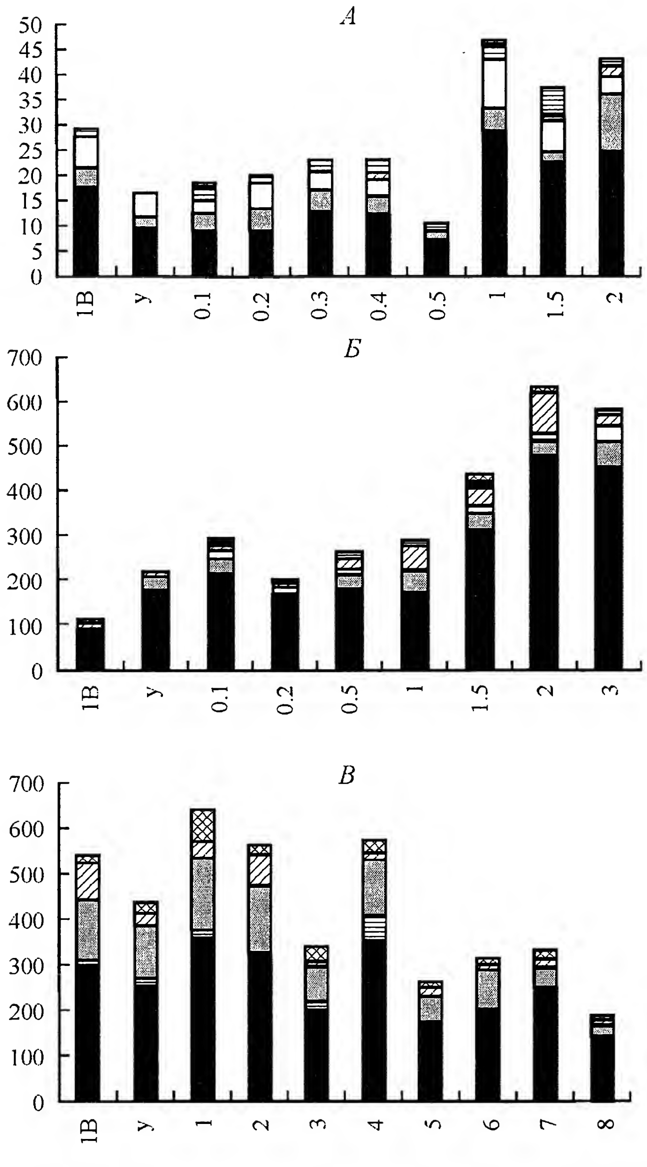


Рис. 4. Горизонтальное распределение биомассы фитопсаммона в 2005 г.
А — 13.06.05, *Б* — 07.08.05, *В* — 24.09.05.

содержание зеленых (в основном рода *Chlamydomonas*). В 2 м от уреза в биомассе фитопсаммона существенно возросла доля криптофитовых водорослей, преимущественно рода *Cryptomonas*, повысилось содержание синезеленых, в основном за счет *Merismopedia glauca* (Ehr.) Näg. Таким образом, по уровню биомассы фитопсаммона на берегу можно было выделить 2 участка: до 0.5 м от уреза и 1 - 2 м от уреза со средней биомассой фитопсаммона соответственно 18 и 42 г/м^3. В августе на песчаном пляже о-ва Радомский биомасса фитопсаммона достигала необычайно высоких, не отмечавшихся в течение двух предыдущих лет, величин (до 639 г/м^3). Под водой биомасса водорослей песка была наименьшей для исследованного участка (рис. 4, *Б*). Здесь преобладали диатомовые — *Navicula, Nitzschia, Surirella,* *Amphora* и др. (70 % общей биомассы), 12 % биомассы приходилось на долю синезеленых, в основном родов *Merismopedia, Oscillatoria* и других. На урезе биомасса фитопсаммона была почти в 2 раза выше, чем под водой, полностью преобладали диатомовые, 14 % биомассы составляли криптомонады. В 0.1 м от уреза возросло содержание жгутиковых форм, в 0.2 м — снизилась доля криптомонад. В 0.5 м от уреза доля криптомонад вновь превысила 10 %, несколько возросло содержание синезеленых — *Merismopedia glauca, Oscillatoria tenuis* и других. В 1 м от уреза при аналогичном уровне биомассы отмечалось дальнейшее увеличение содержания в ней криптомонад и синезеленых водорослей. В 1.5 м от уреза биомасса фитопсаммона возросла в 1.5 раза, содержание синезеленых достигло 10 %, в 2 м от уреза оно возросло до 14 % при сохранении преобладания диатомовых (75 %). В 3 м от уреза в псаммоне увеличивалось количество криптомонад и жгутиковых форм. В августе на берегу также обозначились два участка, различавшихся по величинам биомассы фитопсаммона (рис. 4, *Б*): от уреза до 1 м она в среднем равнялась 250 г/м^3, от 1.5 до 3 м — 556 г/м^3. В сентябре 2005 г. наблюдались максимальная за весь период наблюдения биомасса фитопсаммона под водой (рис. 4, *В*). Более половины ее приходилось на долю диатомовых родов *Navicula, Nitzschia, Surirella, Amphora, Achnanthes* и других. Четверть биомассы составляли криптофитовые рода *Cryptomonas,* 15 % — синезеленые, в основном из родов *Merismopedia, Coelosphaerium, Oscillatoria.* На урезе количество водорослей несколько уменьшалось, снижалось содержание синезеленых, возрастала доля диатомовых. В 1 м от уреза биомасса псаммона была наибольшей для всего разреза (рис. 4, *В*), более половины ее формировали диатомовые, четверть — криптофитовые. В 3 м от уреза биомасса фитопсаммона уменьшалась, а в 4 м — вновь возрастала. К 5 м от уреза она снижалась более чем в 2 раза и далее уже не достигала величин, наблюдаемых в воде и ближе к ее урезу. В 7 м от уреза несколько повышалось содержание синезеленых родов *Merismopedia, Coelosphaerium* и других. В 8 м от уреза общая биомасса фитопсаммона была минимальной для всего участка. В целом на берегу по величинам биомассы фитопсаммона можно было выделить 2 участка: от уреза до 4 и 5—8 м от уреза со средней биомассой соответственно 507 и 272 г/м^3.

Средние показатели количественного развития водорослей псаммона на различных участках аренали в 2003 г. различались не существенно (табл. 1): в 1.5 раза по численности и в 1.1 — по биомассе. В 2004 г. они составили соответственно 2 и 1.5 раза, а в 2005 г. достигали 2.3 и 2.8 раза. Во все годы максимальная биомасса фитопсаммона была на берегу, минимальная — на урезе (табл. 1).

Количественные показатели развития планктонных водорослей в течение 2 лет исследований были значительно ниже, чем водорослей псаммона, при этом средние величины численности и биомассы фитопланктона в 2003 г. в мелководной зоне превышали аналогичные показатели на урезе (табл. 2).

Соотношение основных таксономических групп водорослей в фитопсаммоне заметно различалось по годам и различным участкам аренали. Так, в 2003 г. основу средней за период наблюдений биомассы фитопсаммона на берегу (в 1 и 2 м от уреза) составляли жгутиковые формы (табл. 1, рис. 5) и только на урезе с ними было сопоставимо содержание диатомовых и синезеленых. В 2004 г. основу биомассы водорослей псаммона под водой и на урезе составляли диатомовые, на берегу заметно возрастала доля жгутиковых форм и криптомонад (рис. 5). В 2005 г. диатомовые были преобладающей группой на всех участках аренали, вторыми по значимости ценозообразователями были криптомонады, содержание синезеленых было максимальным в псаммоне литорали (рис. 5). В средней биомассе фитопланктона

ТАБЛИЦА 1

Численность (Ч), 10^9 кл/м^3 и биомасса (Б), г/м^3 фитопсаммона береговой зоны Рыбинского водохранилища в 2003—2005 гг.

Год	Участок, число проб	Показатель	Bacillariophyta	Chlorophyta	Cryptophyta	Cyanophyta	Жгутиковые	Весь фитопсаммон
2003	Урез, n = 7	Ч	44.21 ± 24.17 1.21 – 147.69	32.62 ± 17.48 0.04 – 124.61	5.89 ± 2.47 0.50 – 16.40	163.89 ± 60.80 0.07 – 440.40	175.01 ± 37.91 57.60 – 343.85	422.30 ± 80.13 186.01 – 703.85
		Б	31.99 ± 17.13 0.92 – 103.85	5.15 ± 2.47 0.07 – 18.46	2.94 ± 1.32 0.00 – 9.23	17.82 ± 12.48 0.00 – 88.31	32.80 ± 7.33 10.16 – 58.67	92.55 ± 17.87 45.34 – 158.55
	1 м от уреза, берег, n = 7	Ч	9.35 ± 3.75 0.00 – 29.12	8.60 ± 5.29 0.00 – 38.98	5.30 ± 4.30 0.00 – 30.95	90.81 ± 55.38 0.00 – 329.44	383.62 ± 141.30 87.70 – 1085.76	497.83 ± 167.51 152.38 – 1397.76
		Б	6.22 ± 1.89 0.00 – 13.46	1.24 ± 0.76 0.00 – 5.57	1.64 ± 0.75 0.00 – 4.76	5.94 ± 3.57 0.00 – 20.80	79.16 ± 29.25 19.05 – 216.32	94.24 ± 30.99 23.81 – 249.60
	2 м от уреза, берег, n = 5	Ч	17.60 ± 11.84 1.20 – 64.40	45.41 ± 37.18 0.33 – 193.20	1.84 ± 0.78 0.00 – 4.64	266.98 ± 128.79 1.74 – 683.20	317.25 ± 109.97 96.42 – 69.72	649.27 ± 254.62 186.73 – 1638.00
		Б	13.15 ± 7.97 2.62 – 44.80	8.62 ± 5.78 0.22 – 30.80	1.52 ± 0.94 0.00 – 5.10	9.52 ± 4.53 0.22 – 25.20	52.85 ± 16.25 13.98 – 96.00	87.52 ± 27.60 29.41 – 184.80
2004	1 м от уреза, под водой, n = 4	Ч	58.50 ± 29.92 4.44 – 141.44	7.78 ± 1.39 5.25 – 10.88	4.90 ± 1.64 2.02 – 9.52	38.65 ± 4.39 29.92 – 43.82	234.75 ± 67.62 117.33 – 413.44	335.8 ± 97.37 188.27 – 606.56
		Б	120.86 ± 53.91 2.95 – 225.15	6.65 ± 3.52 0.40 – 15.89	7.39 ± 3.41 3.20 – 17.54	1.94 ± 1.18 0.00 – 5.25	40.25 ± 11.48 21.33 – 71.54	182.31 ± 60.20 38.61 – 318.88
	Урез, n = 4	Ч	48.23 ± 37.41 3.38 – 160.00	7.75 ± 1.35 4.63 – 10.87	4.51 ± 1.70 0.38 – 8.33	296.11 ± 254.65 23.25 – 1059.58	97.74 ± 36.81 27.22 – 198.33	455.03 ± 327.69 75.43 – 1434.58
		Б	81.42 ± 64.32 2.77 – 273.58	2.87 ± 0.72 1.65 – 4.95	3.40 ± 1.34 0.56 – 6.25	11.64 ± 10.25 0.21 – 42.33	20.61 ± 8.08 7.98 – 43.58	120.35 ± 83.27 17.07 – 368.55
	1 м от уреза, берег, n = 2	Ч	15.54 ± 7.62 7.92 – 23.16	17.30 ± 13.22 4.07 – 30.52	19.87 ± 6.13 13.74 – 26.00	347.84 ± 329.51 18.33 – 677.36	293.95 ± 20.31 273.64 – 314.26	698.45 ± 365.51 332.95 – 1063.96
		Б	26.10 ± 11.63 14.47 – 37.74	7.60 ± 6.08 1.53 – 13.68	20.17 ± 2.16 18.01 – 22.23	25.50 ± 24.35 1.15 – 49.85	58.47 ± 4.44 54.03 – 62.91	158.11 ± 45.65 112.45 – 203.76

2005	1 м от уреза, под водой n = 3	Ч	74.69 ± 42.71 24.24 – 159.61	10.27 ± 7.04 1.71 – 24.23	53.19 ± 48.96 3.76 – 151.11	1182.63 ± 935.37 247.25 – 2118.00	26.07 ± 7.63 17.92 – 41.33	952.92 ± 774.34 51.85 – 2494.28
		Б	128.58 ± 83.34 17.00 – 291.61	5.98 ± 4.93 0.53 – 15.82	47.08 ± 42.54 3.99 – 132.17	47.23 ± 33.47 13.76 – 80.71	8.84 ± 3.57 4.30 – 15.88	224.78 ± 157.37 28.93 – 536.09
	Урез, n = 3	Ч	76.82 ± 32.07 14.68 – 121.70	8.54 ± 7.65 0.63 – 23.84	46.43 ± 37.22 2.53 – 120.46	315.61 ± 229.24 0.95 – 761.73	18.56 ± 5.29 11.33 – 28.86	476.00 ± 315.35 34.26 – 1086.71
		Б	143.40 ± 70.59 9.47 – 249.04	5.91 ± 4.72 0.00 – 15.25	45.78 ± 30.29 1.97 – 103.192	11.29 ± 7.71 0.08 – 26.07	8.78 ± 4.48 3.94 – 17.73	223.07 ± 121.16 16.18 – 435.76
	1 м от уреза, берег, n = 3	Ч	103.29 ± 33.91 39.95 – 155.93	14.11 ± 4.47 4.68 – 19.66	56.78 ± 43.28 5.52 – 142.83	961.37 ± 487.87 473.50 – 1449.24	31.69 ± 9.18 20.00 – 49.79	858.87 ± 523.62 76.29 – 1852.83
		Б	183.79 ± 94.25 28.26 – 353.79	11.60 ± 4.58 2.44 – 16.25	72.65 ± 45.93 4.59 – 160.11	40.65 ± 3.05 37.61 – 43.70	15.79 ± 8.72 4.29 – 32.90	324.60 ± 172.34 46.86 – 640.23
	2 м от уреза, берег, n = 3	Ч	140.26 ± 54.25 35.64 – 217.50	10.41 ± 4.83 2.72 – 19.33	69.66 ± 50.51 8.85 – 169.92	857.15 ± 407.47 42.51 – 1283.63	28.51 ± 10.47 7.72 – 41.08	1107.57 ± 506.12 97.45 – 1669.41
		Б	272.13 ± 132.52 24.18 – 477.17	4.29 ± 2.87 1.38 – 10.03	67.06 ± 43.75 11.46 – 153.38	54.33 ± 26.80 2.50 – 92.08	10.39 ± 3.62 3.41 – 15.55	414.44 ± 187.05 43.02 – 638.85

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: над чертой — средние за период наблюдений с ошибкой, под чертой — пределы изменения.

ТАБЛИЦА 2

Численность (Ч), 10^6 кл/м^3 и биомасса (Б), г/м^3 фитопланктона литорали Рыбинского водохранилища в 2003—2004 гг.

Год	Участок, число проб	Показатель	Bacillariophyta	Chlorophyta
2003	Мелководье, n = 7	Ч	1358.00 ± 511.99 28.00 – 3660.00	1524.86 ± 494.18 87.00 – 3125.00
		Б	1.29 ± 0.50 0.00 – 3.36	0.31 ± 0.15 0.03 – 1.11
	Урез, n = 7	Ч	1383.07 ± 527.77 64.00 – 4080.00	1726.86 ± 548.38 60.00 – 3380.00
		Б	1.13 ± 0.40 0.10 – 2.89	0.38 ± 0.15 0.02 – 1.00
2004	Мелководье, n = 3*	Ч	4008.00 ± 2026.88 312.00 – 7298.00	1628.00 ± 727.65 204.00 – 2600
		Б	4.86 ± 2.27 0.39 – 7.78	0.47 ± 0.26 0.03 – 0.92

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Год	Участок, число проб	Показатель	Cyanophyta	Весь фитопланктон
2003	Мелководье, n = 7	Ч	27824.14 ± 20271.19 235.00 – 146843.00	35207.00 ± 20370.88 1186.00 – 153228.00
		Б	1.90 ± 1.42 0.01 – 10.01	5.09 ± 1.98 0.28 – 14.09
	Урез, n = 7	Ч	18035.33 ± 9701.77 190.00 – 49828.00	21786.64 ± 8860.71 1020.00 – 54848.00
		Б	1.61 ± 0.99 0.01 – 5.36	3.97 ± 1.27 0.44 – 8.13
2004	Мелководье, n = 3*	Ч	4090.00 ± 2013.87 874.00 – 7798.00	11663.33 ± 4721.66 2222.00 – 16552.00
		Б	0.16 ± 0.13 0.02 – 0.41	6.05 ± 2.79 0.57 – 9.71

Примечание. * — исключены экстремальные показатели августа 2005 г.

содержание синезеленых и диатомовых в 2003 г. было сопоставимым, а в 2004 г. в планктоне (без учета массовой концентрации синезеленых в августе) преобладали диатомовые водоросли (табл. 2).

Средние размеры клеток водорослей псаммона были значительно выше таковых планктона. Наибольшие их значения отмечены у фитопсаммона под водой, наименьшие — на урезе (табл. 3), различия достоверны по критерию Стьюдента при $p = 0.01$. Достоверным ($p = 0.01$) было и различие средних объемов клеток псаммона в районе п. Борок и на о-ве Радомском (соответственно 739 и 1882 мкм^3). Подобные отличия обусловлены преобладанием в псаммоне на первой станции мелких жгутиковых водорослей и тем, что средний объем клеток диатомовых на двух участках достоверно различался почти в 2 раза (соответственно 1010 и 2044 мкм^3): в районе пос. Борок среди диатомовых псаммона преобладали мелкоклеточные *Nitzschia* и *Navicula,* в то время как на о-ве Радомском развивались

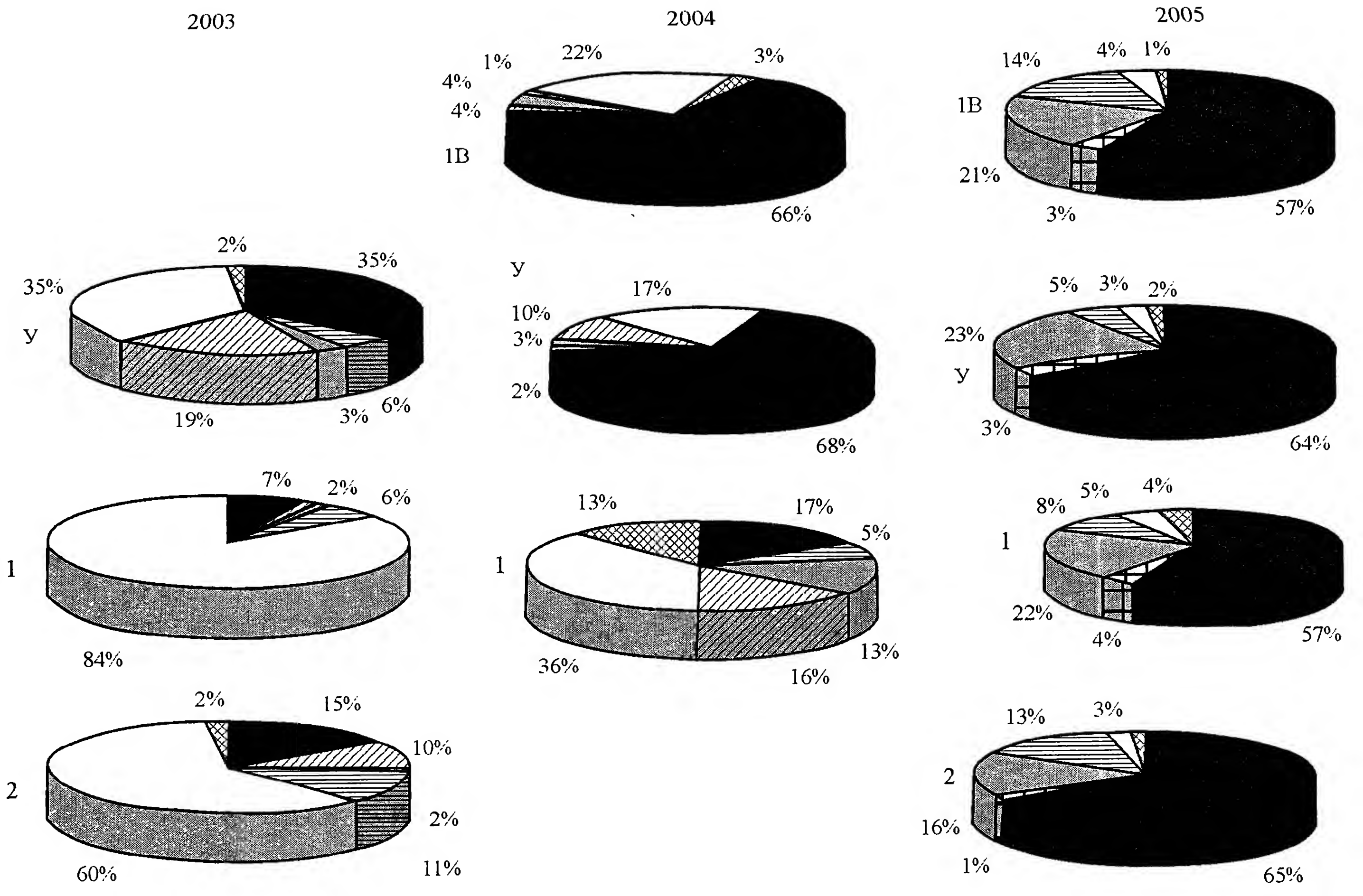


Рис. 5. Содержание водорослей разных таксономических групп в биомассе фитопсаммона на различных участках аренали Рыбинского водохранилища в 2003—2005 гг.

ТАБЛИЦА 3

Средние величины объема клеток водорослей (мкм^3) псаммона и планктона на различных участках Рыбинского водохранилища в 2003—2005 гг.

Фитопсаммон			
1м от уреза, под водой, n = 312	Урез, n = 442	1 м от уреза, берег, n = 292	Весь фитопсаммон, n = 2194
1685.93 ± 220.03 0.00 – 54800	1183.79 ± 112.10 0.00 – 32000	1355.76 ± 144.31 0.00 – 29660	1492.22 ± 62.15 0.00 – 54800

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Фитопланктон		
Мелководье, n = 432	Урез, n = 292	Весь фитопланктон, n=724
686.21 ± 57.95 0.00 – 9350	881.1 ± 120.9 0.00 – 24760	765 ± 59.83 0.00 – 24760

в основном крупноклеточные виды рода *Navicula*, а также родов *Pinnularia, Diploneis, Surirella* и других.

Таким образом, фитопсаммон Рыбинского водохранилища представляет собой самостоятельную экологическую группировку водорослей, по составу и количественному развитию существенно отличающуюся как от фитопланктона водохранилища, так и его фитобентоса (Волга.., 1979). Альгоценозы псаммона формируют преимущественно диатомовые водоросли родов *Navicula* и *Nitzschia*, реже отмечаются виды родов *Achnanthes, Amphora, Cymbella, Diploneis, Fragilaria, Pinnularia, Surirella* и других. Преобладающие в планктоне диатомовые родов *Aulacoseira, Stephanodiscus, Asterionella, Diatoma,* встречаются в небольших количествах, в основном в песке под водой и на урезе, их присутствие непосредственно связано с интенсивной вегетацией этих водорослей в планктоне. Синезеленые-псаммобионты представлены в основном видами родов *Merismopedia, Phormidium, Oscillatoria*. Массово вегетирующие в планктоне виды родов *Aphanizomenon, Anabaena, Microcystis* могут поступать в песок в значительных количествах вследствие эффекта фильтрации, однако предположительно в дальнейшем там не развиваются. Из зеленых водорослей в псаммоне вегетируют в основном представители родов *Scenedesmus, Tetrastrum, Chlamydomonas* и др., которые свойственны практически всем экологическим группировкам водорослей пресноводных водоемов. Из криптомонад в толще песка, как и в планктоне, отмечаются преимущественно виды рода *Cryptomonas,* однако непосредственной связи интенсивности их развития в фитопланктоне и фитопсаммоне не наблюдалось. Золотистые водоросли были представлены немногочисленными видами рода *Chrysococcus*, изредка отмечались эвгленовые (род *Euglena*) и динофитовые (род *Gymnodinium*). Значительную долю фитопсаммона в отдельные годы составляли мелкие жгутиковые формы неясной систематической принадлежности.

Все отмеченные водоросли свойственны пресноводной альгофлоре, что вполне объяснимо небольшой шириной пляжей в течение большей части периода исследований и непосредственным влиянием водохранилища на формирование их альгоценозов.

Влияние планктонных водорослей на состав фитопсаммона сказывается в основном в периоды массового развития синезеленых. Тогда же наблюдаются крайне невысокие показатели количественного развития собственно фитопсаммона под водой и на урезе, что можно расценить как проявление конкурентных взаимоотношений между этими экологическими группировками. Из планктонных диатомовых в псаммоне в основном отмечаются доминирующие формы, под водой это могут быть опустившиеся на дно доминанты предшествующего периода сезонной сукцессии фитопланктона. Доля планктонных диатомовых в биомассе фитопсаммона невелика.

Фитопсаммон под водой по структуре, количественному развитию и соотношению доминирующих групп существенно не отличается от наблюдаемого на урезе и в береговой зоне. Несколько выше в нем доля планктонных диатомовых. Горизонтальное распределение фитопсаммона в мае 2003—2004 гг. позволяет предположить, что заселение водорослями песка на берегу в весенний период происходит за счет альгофлоры, сохраняющейся зимой в песке под водой.

Из сопоставления количественных показателей развития фитопсаммона на различных участках аренали, а также изучения его горизонтального распределения в 2005 г. можно сделать вывод, что наиболее неблагоприятной для развития водорослей в песке является зона в районе уреза воды, наиболее подверженная волновому воздействию. На расстоянии около 1 м от уреза биомасса фитопсаммона, как правило, возрастает, вероятно, по причине некоторой стабилизации физико-химических условий. Отмеченное снижение биомассы фитопсаммона на расстоянии более 5 м от уреза, возможно, связано с уменьшением влажности песка.

Уровень стабильности условий обитания водорослей на различных участках аренали отражает и размерная структура фитопсаммона: водоросли с наименьшим средним объемом клеток, более адаптированные к изменениям условий среды, характерны для уреза, а наиболее крупные — для фитопсаммона под водой.

Количественные показатели развития фитопсаммона на песчаном пляже в районе пос. Борок существенно уступали таковым на о-ве Радомском. Особенно велика была там доля жгутиковых форм, что является косвенным показателем увеличения гетеротрофной составляющей в питании фитопсаммона и в целом отражает неблагоприятные условия для его вегетации. Одной из причин подобных различий могут быть также условия освещенности на двух станциях.

За период исследований не выявлено определенной тенденции в сезонных изменениях структуры и количественных показателей развития фитопсаммона и их связи с сезонной динамикой фитопланктона. Биомасса водорослей псаммона прибрежной зоны водохранилища достигала величин, многократно превышающих биомассу фитопланктона. Предположительно эта экологическая группировка водорослей может вносить заметный вклад в создание первичной продукции прибрежной зоны водохранилища.

Судя по литературным данным, псаммофильные альгоценозы других водоемов, как и Рыбинского водохранилища, формируют в основном диатомовые, синезеленые, зеленые водоросли (Засухин и др., 1927; Сахарова, 1962; Czernaś et al., 1991; Misztal et al., 1997, 1998; Czernas, Krupa, 2003). В частности, преобладание диатомовых и зеленых в песке отмечалось в районе пос. Борок еще до зарегулирования Волги (Кордэ, 1950), а также наряду с синезелеными в прибрежных песках р. Оки (Засухин и др., 1927). Среди диатомовых псаммона Учинского водохранилища, как и в Рыбинском, развивались виды родов *Navicula* и *Nitzschia*, однако здесь отмечалось большое содержание планктонных форм. С планктонными диатомовыми и синезелеными были связаны подъемы численности фитопсаммона и в целом для этого водохранилища была отмечена зависимость сезонной динамики фитопланктона и фитопсаммона. Среди зеленых преобладали виды родов *Scenedesmus* и *Pediastrum*, а летом в песке — колонии синезеленых *Merismopedia elegans* и *M. glauca*, отмечавшиеся и в псаммоне Рыбинского водохранилища. Численность водорослей фитопсаммона Учинского водохранилища была сопоставимой с наблюдаемой в Рыбинском водохранилище. В тех случаях, когда в фитопсаммоне не наблюдалось преобладания планктонных водорослей, наименьшие величины его численности также были характерны для зоны уреза. Для фитопсаммона озер Польши (Czernaś et al., 1991; Misztal et al, 1997, 1998; Czernas, Krupa, 2003) характерно преобладание диатомовых, синезеленых, зеленых водорослей, среди последних высока была доля десмидиевых. В псаммоне Рыбинского водохранилища эти водоросли отмечались единично.

Заключение

Фитопсаммон Рыбинского водохранилища формируют в основном диатомовые водоросли, в меньшей степени — синезеленые и зеленые, в отдельных случаях преобладают мелкие жгутиковые формы. Состав альгоценозов псаммона этого водохранилища принципиально не отличается от состава, известного по литературным данным для других водоемов.

Роль планктонных водорослей в формировании альгоценозов толщи песка в прибрежье невелика. Не выявлено определенной закономерности в сезонных изменениях структуры и количественных показателей развития фитопсаммона, а также их связи с сезонной динамикой фитопланктона.

Численность фитопсаммона водохранилища в 2003—2005 гг. изменялась от 34.26 до $2494 \cdot 10^9$ кл/м^3, биомасса — от 10.3 до 640.23 г/м^3, фитопланктона в 2003—2004 гг. соответственно от 1020 до $1652 \cdot 10^6$ кл/м^3 и от 0.28 до 14.9 г/м^3. В большинстве случаев количество фитопсаммона превышало количество фитопланктона, при определенных условиях фитопсаммон может вносить заметный вклад в первичную продукцию прибрежной зоны.

Альгоценозы толщи песка под водой и на берегу сходны по составу и уровню количественного развития. Наименьшие в среднем величины численности и биомассы фитопсаммона отмечены для уреза воды. Здесь же у водорослей псаммона зарегистрирован наименьший средний объем клеток, наибольшим он был у фитопсаммона под водой.

Распределение фитопсаммона в начале вегетационного периода позволяет предположить, что заселение водорослями песка на берегу происходит за счет альгофлоры, сохраняющейся зимой в песке под водой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ассман А. В. К вопросу о роли микробентоса в процессе самоочищения текучих вод. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1947. 250 с.

Баклановская Т. Н. К познанию водорослей песчаного пляжа Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М., 1962. С. 56—70.

Волга и ее жизнь. Л., 1979. 350 с.

Гусляков Н. Е. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря и сопредельных водоемов (морфология, систематика, экология, биогеография): Дис. ... докт. биол. наук. Одесса, 2002. 355 с.

Засухин Д. Н., Кабанов Н. М., Неизвестнова Е. С. К изучению микроскопического населения наносных песков в русле реки Оки // Русск. гидробиол. журн. 1927. Т. 6. Вып. 3—5. С. 59—84.

Кордэ Н. В. О зависимости между микробентосом и потамопланктоном // Тр. Биол. станции «Борок». 1950. Т. 1. С. 150—190.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.

Неизвестнова-Жадина Е. С. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения // Изв. АН СССР. 1937. Сер. биол. Вып. 4. С. 1247—1272.

Сахарова М. И. Микробентос песчаных пляжей Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М., 1962. С. 39—55.

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль, 2001. 427 с.

Czernaś K., Krupa D., Wojciechowski W., Galek J. Differentiation and activity changes of algal communities in the shore zone of mesotrophic Piaseczno Lake in years 1983—1985 // Ecol. Pol. 1991. Vol. 39. P. 323—341.

Czernas K. Wstepne badania nad pionowym nicowaniem produktywnos ci pierwotnej eupsammonu i hydropsammonu // Stidia. Dok. Fizjogr. PAN. 1991. Vol. 19. P. 393—400.

Czernaś K., Krupa D. Phytopsammon and phytoplankton of land/ water ecotone of mesotrophic lake in the Polesie region (Eastern Poland) // Polish J. Ecol. 2003.Vol. 51. N. 2. P. 183—194.

Ejsmont-Karabin J. Rotifera of lake psammon: community structure versus trophic state of lake waters // Polish J. Ecol. 2003. Vol. 51. N. 1. P. 5—35.

Krupa D., Czernas K., Wojciechowski W., Galek J. Nicowanie czasowe i przestrzenne koncntracji chlorofilu a w zbiorowiskach glon w przybrzeznej strefy mezotroficznego jeziora Piaseczno w latach 1983—1985 // Studia. Dok. Fizjogr. PAN. 1991. Vol. 19. P. 381—392.

Misztal M., Smal H., Ligęza S. Skład chemiczny I słkad grupowy rozpuszczonej substancji organicznej w płytkich wodach gruntowych zlewni I w wodach jezior Piaseczno I Moszne na Pojezierzu Łęczynsko-Włodawskim // Wspolczesne kierunki ekologii. Ekologia behawioralna. Lublin, 1997. P. 169—173.

Misztal M., Smal H., Ligęza S., Dymińska P. Substancje mineralne I organiczne w wodach zlewni I jeziorach: Piaseczno, Łukie I Moszne // Wspolczesne kierunki ekologii. Ekologia behawioralna. Lublin, 1998. P. 177—181.

Neel J. K. A limnological investigation of the psammon in Douglas Lake, Michigan, with especial reference to shoal and shoreline dynamics // Trans. Amer. Micr. Soc. 1948. Vol. 67. P. 1—53.

Wasmund R., Kowalczewski A. Production and distribution of benthic microalgae in the littoral sediments of Mikolajskie Lake // Ecol. Pol. 1982. Vol. 30. P. 287—301.

Wiszniewski J. Recherches ecologiques sur le psammon et specialement sur le rotifers psammiques // Arch. Hydrobiol. Ryb. 1934. Vol. 8. P. 149—271.

SUMMARY

In 2003—2005, psammon algae of the arenal zone were studied for the first in the Rybinsk Reservoir, the greatest one in Volga cascade. The taxonomic content of the algae, their abundance and their seasonal changes were investigated in different parts of the arenal. The relationship of composition and quantitative development of psammon and plankton algal coenoses, and phytoplankton influence on phytopsammon were estimated. The phytopsammon of the Rybinsk Reservoir is formed mainly by diatoms, to a lesser degree by blue-green and green algae, in some cases small phytoflagellates prevail. The role of phytoplankton in the formation of algal coenoses in the sand layer is not significant. The correlation between seasonal changes of phytopsammon / phytoplankton abundance was not marked. The content and quantity development of alga coenoses in sand under the water and in shore zone are similar. No regularity was revealed in seasonal changes of content, number and biomass of phytopsammon. Algae in different parts of arenal differed by cell size: algae at the shore line had the smallest average cell volume, and those under the water had the largest one. The number and biomass of phytopsammon are significantly higher then those of phytoplankton. The phytopsammon may have a significant contribution to the primary production in the reservoir littoral zone.

УДК 582.32 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 7

© Л. В. Бардунов

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ МОХООБРАЗНЫХ

L. V. BARDUNOV. ON THE ORIGIN OF THE BRYOPHYTES

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск—33, аб. ящик 317
Тел. 42-82-56
Факс (3952)510754
E-mail: herbar@sifibr.irk.ru

Поступила 12.11.2008

Обсуждается гипотеза о возможном происхождении мохообразных посредством гибридизации между бурыми и зелеными (харовыми) водорослями. Предполагается, что эта гипотеза вполне удовлетворительно решает вопрос о происхождении архегониев и антеридиев в сочетании с зеленой окраской. Согласно этой гипотезе, большинство таксонов высокого ранга в отделе мохообразных (классы, подклассы, часть порядков) практически одновозрастны.

Ключевые слова: мохообразные, происхождение, гибридизация.

Вопрос о происхождении мохообразных, как и любого другого таксона высокого ранга, чрезвычайно интересен и заслуживает внимания. Однако решение его наталкивается на почти непреодолимые трудности, главная из которых — недостаточность палеонтологического материала, не позволяющая находить переходные формы между таксонами высокого ранга. Из-за этого многие гипотезы о происхождении того или иного отдела растений в значительной степени «повисают в воздухе» и остаются предположениями.

В отношении мохообразных трудности, связанные с недостаточностью палеонтологического материала, особенно велики, поскольку мохообразные, как известно, плохо фоссилизуются.

Учитывая бедность палеонтологического материала, во многом слабую еще изученность мохообразных, решение вопроса о происхождении этой группы растений, рассматриваемой обычно в ранге отдела (или нескольких отделов), в настоящее время возможно лишь на уровне гипотез, опирающихся больше на различные косвенные свидетельства.

Однако и гипотезы, пусть даже и недостаточно обоснованные фактами и построенные во многом на косвенных данных и логических рассуждениях, нужны. Они будят мысль и стимулируют дальнейшие исследования. И в конечном счете приближают нас, хоть и медленно, к верному решению этой сложной и интересной проблемы, волнующей каждого бриолога. И не только бриолога.

Гипотез о происхождении мохообразных немало. В сущности их можно разбить на две группы. Одна исходит из предположения, что предками мохообразных были псилофиты (ныне обычно рассматриваемые как три особых отдела) или близкие к ним архегониатные растения, другая выводит мохообразные из водорослей.

Первая группа гипотез основывается на несомненном и в общем поразительном, если учесть степень различия этих двух групп растений, сходстве в строении спорангия псилофитов и некоторых мохообразных: сфагновых, андреэевых и антоцеротовых. Археспорий у всех названных групп растений имеет куполообразную форму и прикрывает сверху особое стерильное образование внутри спорангия — колонку. Однако, сходство между псилофитами и мохообразными этим по существу и ограничивается. Во всем остальном это очень различные растения. Достаточно вспомнить, например, сложное строение спорофита псилофитов, разделение его на надземную и подземную части, его самостоятельное, независимое от гаметофита, существование.

И тем не менее целым рядом ботаников, их, правда, не так уж много, в значительной степени лишь на основании этого сходства между псилофитами и мохообразными делается вывод о происхождении последней группы растений из первой. При этом забывается или игнорируется то обстоятельство, что отмеченное сходство может иметь по крайней мере три объяснения. Первое — мохообразные, действительно, произошли от псилофитов, второе — псилофиты произошли от мохообразных, третье — обе группы имеют общих предков, являясь двумя различными линиями, идущими из одного ствола. Совершенно непонятно, почему предпочитается первое объяснение и не принимаются во внимание два других. Второе объяснение (псилофиты произошли из мохообразных), конечно, фантастично, но третье представляется весьма многообещающим, более того, единственно приемлемым для объяснения сходства в строении спорангия псилофитов и мохообразных.

Мы не говорим уже о чисто теоретических изъянах этой группы гипотез, полагающих, что эволюция целого отдела (или, по современным представлениям, нескольких отделов) растительного царства может идти на основе регресса, от сложного к простому. Никто, ведь, не станет отрицать, что псилофиты стоят на более высокой ступени эволюционной лестницы, чем мохообразные.

По-видимому, в самом факте появления рассматриваемых гипотез не последнюю роль сыграло то обстоятельство, что, согласно данным палеонтологии, псилофиты долгое время считались первыми наземными растениями и, следовательно, должны были появиться раньше мохообразных. Мысль о происхождении последних из первых напрашивалась сама собой.

Однако, учитывая плохую фоссилизацию мохообразных, вряд ли стоит придавать большое значение факту отсутствия ископаемых мохообразных в древних отложениях (более древних, чем те, в которых встречаются псилофиты).

Коротко резюмируя разбор гипотез о происхождении мохообразных из псилофитов, отметим, что, на наш взгляд, все они несостоятельны и не могут быть приняты вследствие необоснованности фактами и ложности основных теоретических предпосылок.

Вторая группа гипотез, несравненно более многочисленных, нередко содержащих глубокие и интересные мысли, как отмечалось ранее, выводит мохообразные из водорослей. В такой общей форме возразить против этих гипотез нечего. Действительно, какие еще растения, если не водоросли, в процессе освоения суши могли дать такую группу растений, как мохообразные. При всей огромной удаленности мохообразных от водорослей черты сходства и родства с водорослями в строении и образе жизни мохообразных проглядывают достаточно четко. Это, например, очень похожие на нитчатые водоросли нити протонемы, апланоспоры печеночников и антоцеротовых, талломные формы представителей этих двух классов, реснитчатые антерозоиды (обычно называемые в этом отделе сперматозоидами) для всех без исключения мохообразных, необходимость наличия воды в капельно-жидком состоянии для осуществления процесса оплодотворения и, наконец, наиболее поразительный факт — звездчатый хлоропласт с пиреноидом антоцеротовых. Эти факты в сочетании с общими соображениями об эволюции растительного мира и местом мохообразных в системе растительного царства заставляют в качестве предков мохообразных избрать именно водоросли.

Однако, как только мы попытаемся представить, какие же конкретно водоросли (в ранге отдела) могли явиться предками, исходными формами для возникновения мохообразных появляется масса нерешенных вопросов и неожиданных сложностей.

Казалось бы несомненно, что предками (исходным типом) для возникновения мохообразных должны были явиться зеленые водоросли (или харовые), которые рассматриваются в ранге отдела. Мы придерживаемся традиционной точки зрения и включаем харовые в отдел зеленые водоросли. Пытаться искать предков мохообразных именно среди зеленых водорослей настолько естественно, что, по-видимому, эти попытки не нуждаются в каких-либо обоснованиях. Ряд гипотез как раз и исходит из предположения, что предками мохообразных были зеленые водоросли. Однако у последних нет ничего похожего на многоклеточные гаметангии мохообразных. И более того, у них нет никакого органа, из которого можно было бы вывести антеридий и архегоний мохообразных хотя бы только теоретически, не нагромождая чрезмерного количества чисто логических допущений, не подкрепленных фактами. Есть ряд внешне довольно стройных гипотез, объясняющих, каким образом одноклеточные гаметангии зеленых водорослей могли превратиться в многоклеточные гаметангии мохообразных. Однако эти гипотезы не подкреплены никакими фактами и могут говорить лишь о логически возможных, но ни в коей мере не доказанных путях. Между тем, происхождение многоклеточных гаметангиев — кардинальный вопрос происхождения мохообразных, да и всех архегониатных растений. И то обстоятельство, что гипотезы, выводящие мохообразных из зеленых водорослей, не могут убедительно решить этот вопрос, сразу переводит их в разряд проблематичных, слабо обоснованных. Понимая это, некоторые авторы пытались в качестве предков мохообразных «изобрести» особые гипотетические зеленые водоросли с гаметангиями типа многогнездных (многокамерных) гаметангиев (спорангиев) бурых водорослей. Однако это не решение вопроса, а уход от него. Пока такие водоросли не будут найдены, все гипотезы на эту тему останутся лишь логическими схемами, которые вряд ли смогут кого-нибудь убедить.

С другой стороны, орган, из которого можно хотя бы чисто теоретически вывести многоклеточные гаметангии мохообразных, есть у бурых водорослей. Это многогнездный (многокамерный) гаметангий бурых водорослей, могущий функционировать и в качестве спорангия. Если допустить частичную стерилизацию клеток такого гаметангия, как это делает Б. Дэвис (цит. по: Мейер, 1937), то происхождение антеридия и архегония становится довольно ясным и с морфологической точки зрения вполне обоснованным, не требующим умозрительных, допущений. Согласно Дэвису, при переходе к наземному образу жизни частичная стерилизация клеток многокамерного гаметангия привела к обособлению стенки антеридия и архегония (у последнего стерилизовались все клетки кроме одной — яйцеклетки). Конечно, и эта гипотеза — во многом умозрительная и недоказанная (не известны промежуточные формы между многокамерным гаметангием и многоклеточными гаметангиями бриофитов). И все же, принимая схему Дэвиса, мы в большой степени остаемся на реальной почве, оперируем фактами, а не домыслами. Число умозрительных допущений здесь минимально по сравнению с гипотезами, выводящими многоклеточные гаметангии мохообразных из одноклеточных гаметангиев зеленых водорослей, а сами эти допущения выглядят гораздо более убедительно. В целом, идея Дэвиса о происхождении гаметангиев посредством частичной стерилизации клеток многокамерных гаметангиев подкупает своей простотой, трезвостью подхода. Не разделить ее хотя бы в схеме, — трудно.

Логически продолжая мысль Дэвиса о происхождении гаметангиев мохообразных из многогнездных гаметангиев, аналогичных таковым бурых водорослей, мы неизбежно должны прийти к выводу о происхождении всего отдела Мохообразных от бурых водорослей. Напомним, что сам Дэвис так не считал, он полагал, что предками мохообразных были какие-то гипотетические зеленые водоросли, имевшие многогнездные гаметангии, аналогичные таковым бурых. Но и этот вывод встречает не меньше трудностей, чем идея о происхождении мохообразных из зеленых водорослей. Мохообразные — зеленые растения и более чем странно пытаться выводить их из бурых водорослей. В итоге обнаруживается, что гипотезы, выводящие мохообразных из бурых водорослей, прекрасно объясняя происхождение многоклеточных гаметангиев бриофитов, совершенно неожиданно выдвигают (но не решают!) новую проблему: почему у потомков бурых водорослей столь радикально изменился пигментный состав?

Таким образом, мы приходим к неизбежному, довольно пессимистическому выводу, что ни одна из ныне существующих гипотез о происхождении мохообразных, все равно из водорослей или из псилофитов, не является вполне удовлетворительной, достаточно обоснованной и ни одна из них не может быть принята.

Поэтому мы решили предложить еще одну гипотезу. Чтобы решиться еще хотя бы на одну гипотезу о происхождении мохообразных при явном избытке существующих, нужно, очевидно, или располагать важными новыми фактами, или же иметь какие-либо идеи, позволяющие по-новому подойти к решению вопроса, устраняющие трудности, объясняющие ранее необъяснимое. Никаких новых фактов мы не имеем, а насколько наши соображения продвигают дело вперед и проливают ли они вообще свет на решение вопроса о происхождении мохообразных, судить будет читатель.

Мы видели, что мохообразные невозможно без привлечения допущений вывести ни из зеленых, ни из бурых водорослей. В то же время представляется совершенно несомненным, что предками бриофитов были водоросли. Искать предков этой группы растений среди представителей какого-либо третьего отдела водорослей, конечно, нецелесообразно, тем более, что мохообразные имеют несомненные черты сходства, пусть и достаточно отдаленного, и с бурыми и с зелеными водорослями и не имеют их с другими отделами. Поскольку ни один отдел этих водорослей порознь не мог явиться предком мохообразных, мы полагаем, что такими предками явились оба эти отдела — и бурые, и зеленые водоросли одновременно. Это, однако, не значит, что происхождение бриофитов было, по нашему мнению, полифилетическим и что одни какие-то их группы возникли из бурых водорослей, а другие из зеленых. Нет, конечно. Достаточно большое единство в плане строения мохообразных такое предположение, безусловно, исключает.

По нашему мнению, мохообразные возникли в результате гибридизационных процессов между бурыми и зелеными водорослями.

Идея эта не нова. М. Г. Попов в посмертно изданной работе «Происхождение и эволюция покрытосеменных растений» (работа написана в 1930 г.) вскользь высказал мысль о скрещиваниях между бурыми водорослями и харовыми, что, по его мнению, создавало материал для адаптивной эволюции, приведшей к выходу зеленых растений на сушу на брио-птеридофитном уровне (Попов, 1983). В дальнейшем, насколько мне известно, Попов к этой мысли не возвращался.

Прежде чем переходить к изложению этой точки зрения, мне хотелось бы сделать небольшое отступление. Выдвигая ее, я хотел бы подчеркнуть, что решение вопроса о происхождении мохообразных в настоящее время возможно лишь на уровне гипотез, опирающихся на косвенные материалы. Более того, я вполне понимаю, что многие просто не примут ее всерьез. Гипотезы об очень отдаленных гибридизациях и гибридогенном происхождении крупных таксонов высокого ранга (например, отдела покрытосеменных) обычно вызывают резкую критику или замалчиваются и игнорируются в работах, посвященных этому вопросу.

И все же мы решаемся высказаться, потому, что гипотеза гибридогенного происхождения мохообразных не может a priori быть сброшенной со счета и, следовательно, должна быть обсуждена. Кроме того, мне кажется, что гипотеза гибридогенного происхождения мохообразных устраняет ряд трудностей в решении этого вопроса.

Мы предвидим много возражений гипотезе о гибридизационных явлениях между бурыми и зелеными водорослями. Главное возражение — убеждение в невозможности гибридизаций между столь отдаленными группами растений, как бурые и зеленые водоросли. На это мне хотелось бы ответить словами М. Г. Попова, являвшегося, как известно, сторонником гибридогенного происхождения покрытосеменных. В статье «К вопросу о происхождении покрытосеменных» (Попов, 1956 : 769) он писал: «с нашей точки зрения, всякое скрещивание возможно, но вероятность его в природе определяется временем. В общем можно сказать, что чем дальше отстоят две систематические категории друг от друга, тем все меньшей становится вероятность скрещивания между ними в природе, т. е. промежуток времени для существования (видимо, опечатка, по смыслу больше подходит «осуществления» — *Л. Б.*) делается все большим. Межсемейственные скрещивания требуют миллионов лет, междуклассовые — десятков миллионов лет. Я говорю в данном случае о продуктивной гибридизации, которая оставляет потомков в виде определенных систематических категорий». В другой работе этот же автор пишет: «нет веских оснований возражать против возможностей какой угодно далекой гибридизации» (Попов, 1983 : 355).

К этому надо добавить следующее весьма немаловажное соображение. Гибридизации между бурыми и зелеными водорослями имели место, вероятнее всего, в силуре, т. е. около 400 млн лет назад. К этому времени и бурые, и зеленые водоросли имели еще довольно короткую эволюционную историю — всего лишь порядка нескольких десятков миллионов лет. Вряд ли больше сотни миллионов лет. Строго говоря, в то время не было еще ни бурых, ни зеленых водорослей в современном их понимании. Были их прототипы. Поскольку эволюционная история этих прототипов была короткой, они были значительно менее специфичными в генетическом отношении, чем ныне, были как бы менее устоявшимися в своей наследственности. А это, несомненно, должно было резко увеличить вероятность отдаленных скрещиваний, которые могли бы давать фертильное потомство. Кроме того, и это тоже надо всегда иметь в виду, бурые и зеленые водоросли не могли быть тогда столь далеко разошедшимися, как ныне. Они просто не успели к тому времени столь далеко разойтись, столь значительно удалиться друг от друга. С точки зрения современной систематики, бурые и зеленые водоросли могли различаться тогда, видимо, лишь на уровне семейств или порядков и вряд ли на уровне таксонов более высокого ранга. Во всяком случае, не выше класса. Это — в плане морфологическом и анатомическом. С точки же зрения генетической специфичности, они, конечно, не могли равняться с современными таксонами соответствующих рангов. Таким образом, при внимательном рассмотрении этого вопроса гибридизации между бурыми и зелеными водорослями не кажутся такими уж невероятными, как на первый взгляд.

После этих замечаний приступим к изложению гибридизационной гипотезы происхождения мохообразных. В силуре, по нашим представлениям, произошли гибридизации между прототипами бурых и зеленых водорослей. Оба партнера скрещивания обитали, по-видимому, в полупересыхающих лагунах в приливно-отливной полосе, на небольших глубинах, возможно, в более или менее опресненной воде. Один из партнеров (прототип бурых водорослей) имел многокамерный гаметангий типа многокамерных гаметангиев некоторых ныне живущих бурых водорослей, вероятно, с гаметами различного размера. Другой (прототип зеленых водорослей) имел одноклеточный гаметангий. Один из партнеров имел дихотомическое слоевище, другой — ветвящееся тело радиальной симметрии, вероятно, ориентированное вертикально. Один или оба имели гетероморфную смену поколений, существовавших, возможно, раздельно и независимых друг от друга.

Что могло произойти в результате гибридизационных явлений между бурыми и зелеными водорослями? Разумеется, в случае, если эти скрещивания дали потомство и если хоть какая-то часть его оказалась фертильной. В веере расщепления возникли, вероятно, все или почти все переходные формы между родителями, в различной степени сочетавшие в себе их признаки. Возникли, вероятно, какие-то новообразования, а также такие сочетания признаков, которые с анатомо-морфологической точки зрения могли рассматриваться как новообразования, хотя и являлись по происхождению лишь сочетанием уже существующих признаков.

Таким новообразованием (точнее, одним из них), являющемся по происхождению сочетанием ранее возникших признаков, явилась, возможно, листостебельность, по крайней мере в ее наиболее простом варианте, который как раз и присущ мохообразным. Ее, по-видимому, можно рассматривать как определенное сочетание слоевища, имеющего срединное утолщение, с вертикальным, радиально симметричным побегом.

Очевидно, должны были или могли иметь место и явления регресса, редукции, как результата столь отдаленных скрещиваний. Одним из итогов или проявлений такой редукции могла быть частичная стерилизация клеток многокамерного гаметангия или органа, близкого к нему. Она и привела к возникновению антеридия и архегония. То, что до наших дней дожили формы с антеридием и архегонием, это уже результат действия естественного отбора, сохранившего и усилившего наиболее благоприятные изменения в строении многокамерного гаметангия. В гибридном потомстве должны были быть, вероятно, представлены различные формы с разной степенью стерилизации клеток многокамерного гаметангия, в том числе и с полностью стерильными гаметангиями. Последние формы, вероятно, были обречены на вымирание, ибо утратили способность к половому размножению.

Результатом такой же редукции явилась, возможно, и деградация бесполого поколения (спорофита), ибо как раз ему предшествует половое размножение, во время которого и имели место гибридизационные явления. Эта деградация спорофита привела к определенному упрощению в его строении и поставила его в конце концов в почти полную зависимость от гаметофита.

Преобладание, и притом резкое, зеленой окраски, основанной на хлорофилле, в доживших до нас потомках гибридизаций между бурыми и зелеными водорослями могло быть результатом действия либо одной из следующих двух причин, либо обеих вместе. Первая причина, возможно зеленая окраска, оказалась доминантным признаком. Вторая — зеленая окраска имела важное адаптивное значение для наземных автотрофов.

В случае, если обе названные причины действовали совместно, дело значительно упрощалось.

Таким образом, в веере расщепления гибридного потомства (не обязательно от первичных скрещиваний, возможны и последующие возвратные скрещивания гибридов с одним из родителей и между собой) могли сложиться формы, потенциально способные к освоению воздушной среды, к переходу от вполне водного или полуземноводного образа жизни к полностью наземному, сухопутному. Наиболее отвечала условиям сухопутного образа жизни та часть гибридного потомства, которая имела зеленую окраску в сочетании с возникающими пра-архегониями и пра-антеридиями. Строение этих впервые возникающих на основе частичной стерилизации клеток многокамерных гаметангиев, а именно обособление стенок, предохраняющих гаметогенную ткань от высыхания, резких колебаний температуры и т. п., открывало широчайшие перспективы в освоении совершенно новой среды обитания — в освоении суши. И предки мохообразных (или первичные мохообразные) — потомки скрещиваний между двумя группами (формально отделами) водных растений — вышли на сушу. Вышли, вероятно, первыми из растений или более или менее одновременно с псилофитами, происхождение которых мы не рассматриваем, но время возникновения которых, согласно последним данным палеонтологии, довольно близко по времени к возникновению мохообразных, так что обе эти группы растений, по-видимому, могут рассматриваться, как практически синхронные. Хотя чисто формально — псилофиты старше мохообразных.

Каковы были в анатомо-морфологическом смысле эти первые мохообразные, выходящие или уже вышедшие на сушу? Судить об этом можно на основании знакомства с современными бриофитами и на основании анализа возможного строения гибридного потомства, возникшего в результате скрещиваний бурых водорослей с зелеными. Ясно, что это были зеленые растения с гаметангиями типа современных архегониев и антеридиев (или приближающиеся к ним) и с преобладанием в жизненном цикле гаплоидного поколения — гаметофита, с все более регрессирующим спорофитом. Последний, впрочем, не обязательно сразу перешел к зависимому от гаметофита образу жизни. Среди этих вышедших на сушу растений были, очевидно, и талломные формы (вероятно, в основном со сравнительно простым анатомическим строением слоевища), и радиально симметричные, еще безлистные, типа современных печеночников из порядков *Calobryales* и *Takakiales* (последний в настоящее время нередко рассматривается в ранге класса, а то и отдела). Оба порядка унаследовали морфологическую структуру одного из родителей с наименьшими изменениями. Были, вероятно, формы с зарождающейся листостебельностью, которую, как отмечалось выше, можно рассматривать, как определенное сочетание слоевища и вертикального, радиально симметричного, ветвящегося, но еще безлистного стебля. Среди этих вышедших на сушу первичных мохообразных были формы, дальнейшая эволюция которых привела к образованию впоследствии всех классов бриофитов.

Таким образом, согласно гибридогенной гипотезе происхождения мохообразных все классы этого отдела являются практически одновозрастными. Также практически одновозрастными являются листостебельные и слоевищные формы мохообразных. Вероятно, одновозрастными, восходящими к вееру расщепления от первичных скрещиваний, являются и многие (а возможно, и большинство) менее крупные подразделения мохообразных — подклассы и порядки. Видимо, лишь небольшая часть порядков возникла позже благодаря скрещиваниям в рамках отдела мохообразных.

Такова, коротко, основная суть, основные положения гибридогенной гипотезы происхождения мохообразных. Это, конечно, лишь схема, но мы сознательно стремились к некоторой схематичности, устраняя все вопросы, казавшиеся нам частными и могущими заслонить главное. Возможно, это сказалось отрицательно на убедительности и доказательности гипотезы, но ясность изложения, несомненно, выиграла.

Теперь, после изложения основной сути гипотезы, можно перейти к анализу того, насколько хорошо или плохо она справляется с трудностями, стоящими на пути исследователя, выясняющего происхождение и эволюцию отдела мохообразных.

Прежде всего гибридогенная гипотеза, как нам кажется, вполне удовлетворительно объясняет происхождение многоклеточных гаметангиев мохообразных и одновременно их зеленую окраску — два очень важных узловых момента, которые не в состоянии объяснить ни одна из ранее высказанных гипотез о происхождении мохообразных. Именно в решении этого кардинальнейшего вопроса происхождения бриофитов мы видим одну из самых сильных сторон гибридогенной гипотезы. Она избавляет нас от необходимости изобретать особых гипотетических предков, которые бы имели многокамерные гаметангии, присущие лишь бурым водорослям и одновременно зеленую окраску.

Гипотеза гибридогенного происхождения мохообразных позволяет (или заставляет) по-иному подойти к вопросу об эволюции и всего этого отдела растений и наиболее крупных из составляющих его таксонов. Основные подразделения этого отдела — классы, подклассы, многие порядки, согласно этой гипотезе, практически одновозрастны и возникли по существу одновременно с оформлением бриофитов как особого отдела растительного царства из форм, появившихся в веере расщепления от скрещиваний бурых и зеленых водорослей.

Мысль о примерной одновозрастности основных подразделений отдела мохообразных кажется весьма перспективной. Она находит подтверждение в палеонтологическом материале — в находках ископаемых бриофитов уже в палеозое в виде форм, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении, представляющих два класса и в то же время весьма продвинутых, близких современным формам, весьма далеким друг от друга в систематическом отношении. Эта мысль находит подтверждение в большой разобщенности основных подразделений отдела, в слабых родственных связях между отдельными крупными таксонами. Конечно, эти признаки сами по себе еще не говорят об одновозрастности таксонов. Они лишь свидетельствуют об их очень большой древности. Если не всех, то большинства, по крайней мере. Однако в случае последовательности появления отдельных таксонов высокого ранга их, вероятно, можно было бы расположить в хронологический ряд, выделив более молодые как по анатомо-морфологическим признакам, свидетельствующим об их относительной молодости, так и по общему поведению, свойственному молодым таксонам, в частности, меньшему, чем у древних таксонов, анатомо-морфологическому разрыву с ними. Причем все это наблюдалось бы в различных степенях, в зависимости от молодости или древности того или иного таксона. Однако построить такой хронологический ряд для крупных подразделений отдела мохообразных чрезвычайно трудно, а по сути дела и вообще невозможно. Даже если строить ряд только хронологический, учитывая только возможную последовательность появления отдельных таксонов, исходя из анатомии и морфологии и не считаясь с тем, насколько эта последовательность реальна с точки зрения генеалогии. С учетом же последней построить такой ряд и вовсе невозможно. Вычленить явно более молодые таксоны у мохообразных можно лишь на уровне семейств и отчасти порядков (вероятно, меньшего их числа). Для объяснения большого гиатуса у предположительно молодых таксонов потребовалось бы допущение о большой скорости эволюции их. Между тем темпы эволюции мохообразных весьма медленны.

Гибридогенная гипотеза все эти трудности снимает. Это тоже ее сильная сторона.

Практически одновозрастными, с точки зрения этой гипотезы, являются также талломные и облиственные формы мохообразных (кроме билатеральных листостебельных печеночников). Как известно, существуют две взаимоисключающие точки зрения на первичный морфологический тип мохообразных. Одна точка зрения в качестве такого исходного типа рассматривает вертикально ориентированный, радиально симметричный облиственный побег, другая исходным типом считает слоевище. Любая из этих точек зрения сталкивается с необходимостью выводить один морфологический тип из другого. Однако никому еще, на наш взгляд, не удалось сделать это хоть сколько-нибудь убедительно. Ни в том случае, когда за исходный тип мохообразных принимается талломная форма, ни в том, когда таким типом служит облиственный, радиально симметричный побег. Кроме чисто морфологических трудностей на пути таких попыток стоят еще трудности систематического характера: одинаково трудно счесть наиболее примитивными как реально существующие талломные формы, так и листостебельные.

Гибридогенная гипотеза снимает эти трудности, устраняя саму необходимость выведения одного морфологического типа из другого. Кроме того, она, как нам кажется, лучше других гипотез объясняет и другие факты, например, определенную «чересполосицу», имеющую место в распределении некоторых признаков, когда отдельные признаки оказываются общими сравнительно далеким в систематическом отношении группам, но отсутствуют у более близких родственников. Так, куполообразный археспорий присущ, с одной стороны, антоцеротовым, а с другой — сфагновым и андреэевым мхам, но отсутствует у печеночников. В то же время печеночники по всей сумме признаков стоят ближе к сфагновым и андреэевым, чем антоцеротовые, а эти последние, в свою очередь, несомненно, ближе к печеночникам, чем к сфагновым и андреэевым мхам.

Мы перечислили выше те вопросы, на которые, на наш взгляд, гибридогенная гипотеза происхождения мохообразных дает вполне удовлетворительные ответы, во всяком случае, более удовлетворительные дают другие гипотезы о происхождении этой группы растений. В способности решения этих вопросов мы видим сильные стороны предлагаемой гипотезы.

Гипотеза гибридогеного происхождения мохообразных неизбежно выдвигает ряд вопросов более общего характера. Главный из них — в какой связи с происхождением мохообразных находится происхождение псилофитов и вообще всех архегониатных растений? Поскольку строение архегония и антеридия в принципе очень сходно у всех архегониат, естественно предположить, что происхождение этих органов едино и они имеют какой-то один общий для всех исходный тип. А значит, и все архегониатные растения имеют одних и тех же, общих для всех для них предков и общий же или очень сходный путь возникновения. Логически неизбежным выводом из гипотезы гибридогенного происхождения мохообразных, очевидно, должен явиться вывод о том, что и в основе происхождения псилофитов и всех остальных архегониат тоже лежат гибридизационные процессы между бурыми и зелеными водорослями или же между потомками этих скрещиваний или между собой или с одним из родителей.

И все же, сознавая неизбежность этого вывода, мы его тем не менее не решаемся в полной мере сделать. Этот вопрос требует дальнейшей разработки, выходя за пределы темы данной статьи. Поэтому автор оставляет его открытым. В статье и так высказано достаточно много положений, которые многим, несомненно, покажутся одиозными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мейер К. И. Происхождение наземной растительности. М.; Л., 1937. 140 с.

Попов М. Г. К вопросу о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. 1956. Т. 45. № 5. С. 768—769.

Попов М. Г. Происхождение и эволюция покрытосеменных растений. Избранные труды. Ч. 2. Киев, 1983. С. 281—290.

SUMMARY

The hypothesis of the possible origin of the bryophytes by means of hybridization between *Chlorophyta* (*Charophyceae*) and *Phaeophyta* is discussed. The author supposes that the hypothesis decides the problem of the origin of archegone and antheridium combined with green coloration of bryophytes. According to this hypothesis, most bryophytes taxa of higher ranks (classes, subclasses, some orders) are practically even-aged.

УДК 528. 572.2 : 581.9 (470.23) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 7

© Е. А. Глазкова

ОРНИТОКОПРОФИЛЬНАЯ ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСТРОВОВ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

E. A. GLAZKOVA. ORNITHOCOPROPHILOUS FLORA AND VEGETATION OF THE ISLANDS IN THE GULF OF FINLAND, THE BALTIC SEA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: eglazkova@hotmail.com
Поступила 14.10.2008

На основе детальных флористических исследований на островах Финского залива (в пределах России), проведенных в 2002—2005 гг., показано, что на островах с колониями птиц происходит формирование особой орнитокопрофильной флоры и растительности. Определены специфические особенности растительного покрова на островах с разными типами птичьих колоний. Дана характеристика различных аспектов воздействия колониальных птиц на флору и растительность. Показана роль птиц в формировании первичного и вторичного растительного покрова на исследованных островах. Дан краткий обзор литературы, посвященной влиянию колониальных птиц на растительный покров островов, обсуждается терминология, используемая в литературе по данной тематике.

Ключевые слова: орнитокопрофильная флора, растительность, колониальные птицы, чайки, бакланы, острова, Финский залив, Балтийское море.

В зарубежной литературе сведения об исследованиях, посвященных влиянию морских колониальных птиц на растительный покров островов, довольно многочисленны (Grønlie, 1948; Gillham, 1956; Sobey, 1976; Sobey, Kenworthy, 1979; Menkhors et al., 1988; Vidal et al., 2003). Среди них особого внимания заслуживают работы по островам Северной Атлантики (Grønlie, 1948; Gillham, 1953, 1956; Sobey, 1976; Sobey, Kenworthy, 1979), в которых не только дана характеристика особой флоры и растительности, формирующейся на островах с крупными колониями морских птиц, но и подробно рассматривается механизм воздействия птиц на растительный покров. Наиболее детально изучено влияние крупных чаек на растительный покров Великобритании (Sobey, 1976; Sobey, Kenworthy, 1979). Ряд интересных работ посвящен изучению влияния колоний пингвинов на флору и растительность островов Антарктики (Vidal et al., 2003). Многие авторы обсуждают отдельные аспекты влияния жизнедеятельности птиц на флору и растительность островов, например, поступление большого количества экскрементов, перенос зачатков растений (Ostenfeld, 1908; Häyrén, 1914; Summerhayes, Elton, 1928; Vevers, 1936, и др.). Большой вклад в изучение этого вопроса внесли скандинавские ученые (Sernander, 1912; Bergman, 1939, 1948; Jonsell, 1961; Luther, 1961; Luther, Nordgren, 1966; Niemi, 1967; etc.), описавшие растительность ряда островов с крупными колониями чаек. Из публикаций, в которых рассматривается влияние птиц на флору и растительность островов Балтийского моря, кроме вышеперечисленных работ скандинавских ученых, следует отметить работы эстонских исследователей (Ребассоо, 1972; 1987; Ratas et al., 1995).

В России исследования подобного плана немногочисленны. На островах Белого и Баренцевого морей они проводились И. П. Бреслиной (1979, 1981, 1987; Бреслина, Карпович, 1969) и некоторыми другими исследователями (Парфеньева, 1969; Парфеньева, Бреслина, 1969; Татаринкова, 1967, 1975). В последнее время на Дальнем Востоке ведутся исследования орнитогенной растительности на островах северной части Охотского моря (Зеленская, Частухина, 1990; Частухина, 1995; Хорева, 2003; Зеленская, Хорева, 2006) и на Командорских островах Берингова моря (Мочалова, 2001; Иванов, 2003, 2005). Для южных районов России влияние колониально гнездящихся птиц на растительный покров островов отмечено, например, в работе Т. Б. Ардамацкой (1967). Что касается российских островов Балтийского моря с колониями птиц, то сведения об их флоре и растительности до работ автора (Glazkova, 2006; Глазкова, 2007а, б; Глазкова, Глазков, 2007; Glazkova, 2007a, b) отсутствовали, что объясняется труднодоступностью многих островов и невозможностью их свободного посещения из-за строгого пограничного режима.

Целью данной работы было выявить специфические особенности флоры и растительности в птичьих колониях на российских островах Финского залива Балтийского моря и дать общую характеристику различных аспектов воздействия колониальных птиц на растительный покров островов. Однако прежде чем перейти к изложению результатов наших исследований важно коснуться терминологии, используемой в литературе по данной тематике.

Терминология

Большинство исследователей, работавших на островах с крупными колониями птиц, отмечают, что под влиянием жизнедеятельности колониальных птиц на островах формируются совершенно особые флора и растительность. Нередко для характеристики таких растительных сообществ или группировок отдельных видов используют термин «нитрофильная растительность» и «нитрофильные виды» (Hagerup, 1926; Summerhayes, Elton, 1928; Тихомиров, 1959; Хорева, 2003). Действительно, большинство видов, встречающихся в районе птичьих колоний, находят оптимальные условия для своего произрастания в местах, где накапливается много нитратов, поступающих с птичьим пометом. Однако нитрофильные сообщества характерны не только для колоний птиц. Мы находим их и вокруг скотных дворов, на навозных кучах, фермах и пастбищах. Зона морских выбросов из разлагающихся водорослей, характеризующаяся высоким содержанием азота, — отличная почва для нитрофильных видов. В местах выброса сточных вод также формируется особая нитрофильная флора (Sernander, 1912). Многие нитрофильные растения (например, *Urtica dioica*,[1] *Chamaenerion angustifolium, Rubus idaeus*) особенно пышно растут на лесосеках, богатых перегноем, где после рубки деревьев происходит массовое отмирание лесной растительности, обогащающей почву азотом (Шафер, 1956).

Для растений, приспособленных к жизни в местах или вблизи мест гнездования колониальных птиц и положительно реагирующих на очень специфические условия орнитогенных биотопов, в первую очередь на богатство субстрата азотом и фосфором, скандинавский ученый Р. Сернандер (Sernander, 1912) предложил специальный термин — «орнитокопрофильные виды». Эта группа была выделена им из копрофильных растений, поскольку экскременты птиц (птичий помет, или гуано), которые состоят из фекалий и мочи, существенным образом отличаются от фекалий млекопитающих. Птичий помет содержит несоизмеримо большее количество мочевой кислоты и хлоридов, что приводит к разнице в физиологическом воздействии на растительность.

---

[1] Номенклатура таксонов дана по сводке Н. Н. Цвелёва (2000).

Термин «орнитокопрофильный» закрепился в зарубежной литературе, тогда как в отечественной литературе обычно используются термины «орнитогенный» для характеристики растительности, формирующейся на островах под влиянием деятельности колониальных птиц, и «орнитофильный» для видов растений, наиболее часто встречающихся в местах гнездования птиц (Бреслина, 1969, 1979, 1987; Мочалова, 2001; Хорева, 2003; Зеленская, Хорева, 2006; Иванов, 2005 и др.). Однако, на наш взгляд, вместо последнего термина для характеристики растений, произрастающих на островах с крупными колониями птиц и приспособленных к росту в условиях поступления избыточного количества азота, следует использовать предложенный R. Sernander термин «орнитокопрофильный», поскольку в ботанической географии термин «орнитофильный» служит для обозначения группы орнитогамных растений, т. е. опыляемый птицами (например, Шафер, 1956: 117).

Орнитокопрофильные виды растений встречаются на всех островах с крупными колониями птиц не только в Северном полушарии, но также в Антарктиде, где в массе гнездятся пингвины. На формирование растительного покрова на островах с колониями морских птиц в разных регионах влияет множество факторов — от географического положения, размеров островов и разнообразия ландшафтов на них до численности и видового состава гнездящихся птиц. В данной работе мы рассмотрим особенности орнитокопрофильной флоры и растительности, формирующейся на островах Финского залива под влиянием колоний чаек и больших бакланов.

Материал и методика

В качестве «модельных» объектов для характеристики влияния птиц на растительный покров островов мы выбрали небольшие по площади, наиболее удаленные от материка необитаемые острова с крупными колониями птиц (главным образом, чаек и больших бакланов). Были обследованы: 20 островов, расположенных в северной части Финского залива близ границы России с Финляндией (Долгий Риф, Согласный, Малый Фискар, архипелаг Большой Фискар, Зубец, Малая Отмель, Каменная Земля, Рябинник, Рябиновый Риф, Западный Гребень, Высокий Гребень и др.) и 14 малых островов, входящих в состав архипелага Березовые острова (Рондо, Длиннобережный, Восточный Близнец, Западный Близнец, Равица, Большая Отмель, Цепной, Звеньевой, Рябиновый, др.). Ботанические исследования на островах северной части Финского залива проводились летом 2002—2004 гг., на Березовых островах — летом 2004—2005 гг. Полевые работы на островах Березового архипелага в 2005 г. велись параллельно с орнитологическими исследованиями Ю. Н. Бубличенко (2007). Кроме того, при написании статьи были использованы опубликованные ранее данные по орнитофауне островов восточной части Финского залива (Носков и др., 1993; Храбрый, 1984; Гагинская, 1995; Ossipov, Gaginskaya, 1994; Rusanen, Gaginskaya, 2003).

При посещении островов наряду с гербарными сборами для каждого острова составлялся флористический список, давалась общая характеристика растительности, подробно описывались сообщества растений в местах гнездования птиц, были сделаны фотографии местообитаний видов в районе птичьих колоний.

Результаты и обсуждение

Не все виды колониальных птиц оказывают заметное влияние на растительный покров в местах гнездования, что определяется особенностями их поведения, и, прежде всего, зависит от их экскреторной и вытаптывающей деятельности. По нашим наблюдениям, на островах Финского залива специфическая орнитокопрофильная флора и растительность формируются в местах гнездования чаек (Larus ssp.) и большого баклана (Phalacrocorax carbo sinensis). Их воздействие на растительный покров существенно отличается. Кроме того, необходимо подчеркнуть, что влияние птиц на флору островов по-разному проявляется в зависимости от географического положения острова, его размера, геоморфологии и разнообразия ландшафтов на нем. Растительный покров на островах в значительной степени определяется и численностью гнездящихся колониальных птиц.

Не имея возможности в рамках данной публикации детально описать флору и растительность в птичьих колониях каждого из исследованных нами островов, охарактеризуем особенности растительного покрова в разных типах птичьих колоний на островах Финского залива, а именно: 1) в колониях большого баклана; 2) в колониях чаек, гнездящихся на скальных островках; 3) в колониях чаек, гнездящихся на моренных островах.

Особенности растительного покрова островов с колониями большого баклана

Большой баклан относительно недавно стал гнездиться на российских островах Финского залива. Несколько крупных гнездовых колоний больших бакланов в восточной части Финского залива впервые были обнаружены летом 1994 г. на о-ве Долгий Риф и островах архипелага Большой Фискар (Ossipov, Gaginskaya, 1994). По мнению орнитологов, бакланы начали гнездиться на этих островах в середине 1980-х—начале 1990-х гг. Количество гнездящихся на этих островах бакланов, по приблизительной оценке орнитологов, в 1994 г. составляло 144 и 850—1150 пар соответственно (Rusanen, Gaginskaya, 2003). В 2006 г., по данным А. Р. Гагинской (личн. сообщ.), на Долгом Рифе гнездилось уже 1588 пар и на островах Большого Фискара — 1305 пар бакланов. Следует отметить, что на всех островах с колониями баклана отмечены также колонии чаек (клуши, серебристой и морской чаек), среди которых преобладает серебристая чайка. Так, на Большом Фискаре в 2006 г. гнездились 253 пары чаек, а на Долгом Рифе — 132 (личн. сообщ. А. Р. Гагинской).

Влияние колоний баклана на растительный покров островов определяется экологическими и биологическими особенностями вида. Бакланы пребывают на своих гнездовых участках дольше других птиц — с мая до середины сентября. Колонии их очень плотные, нередко гнезда находятся на расстоянии 0.5—1 м друг от друга. Птицы достаточно крупные и продуцируют большое количество помета. Места их колоний обильно им политы и поверхность вокруг гнезд покрыта сплошным его слоем. Обилие свежего помета препятствует развитию высшей растительности, однако уже на расстоянии 1 м от гнезда мы находим целый ряд видов, способных не только выживать, но и процветать при избыточном количестве органических соединений (прежде всего азота и фосфора).

Интересно, что с расстояния всего лишь нескольких метров многие острова с крупными колониями бакланов кажутся полностью лишенными всякой высшей растительности. Например, Долгий Риф представляет собой сюрреалистическое зрелище — белоснежные от гуано пологие скальные выходы с торчащими кое-где белыми мертвыми деревьями на фоне ярко-синей водной поверхности. Однако когда высаживаешься на остров, поражаешься, насколько пышный и мозаичный покров формируется здесь под влиянием птичьих колоний, хотя общее число видов во флоре этих островов невелико (50—100 видов сосудистых растений). На Долгом Рифе, например, нами обнаружен 91 вид сосудистых растений.

Как нельзя лучше выразила одну их главных особенностей орнитокопрофильной растительности норвежская исследовательница М. Грёнли (Grønlie, 1948: 131): «If the vegetation be poor in species it is, on the other hand, more luxuriant» (Насколько растительность бедна видами, настолько, с другой стороны, она пышно развита).

Чрезмерное количество птичьего помета имеет явно выраженный селективный эффект на растительность. Некоторые виды исчезают, другие способны существовать, однако в угнетенном или недоразвитом состоянии. С другой стороны, целый ряд растений оказываются резистентными к обильному поступлению органических веществ или же этот фактор благоприятствует их росту и они растут очень пышно и мощно развиты. На селективный эффект птичьего помета на растительность обращали внимание многие авторы (Ostenfeld, 1908; Holmboe, 1924—1925; Grønlie, 1948; Бреслина, 1987; Мочалова, 2001; Хорева, 2003).

Абсолютным доминантом в местах гнездования бакланов является *Tripleurospermum maritimum*, однако его пышному развитию и распространению способствуют и гнездящиеся здесь чайки. Это типичный орнитокопрофильный вид, который способен не только выживать, но и процветать даже в самой непосредственной близости от гнезда. Этот вид образует огромные куртины на скальной поверхности или же при их смыкании формирует сплошной покров.

Пожалуй, наиболее выраженный губительный эффект оказывают бакланы на древесную растительность. Деревья, на которых гнездятся бакланы, гибнут от механического воздействия и чрезмерного поступления азота. Так, в 1994 г. на о-ве Долгий Риф в центре острова существовала небольшая осиновая рощица, а также были отмечены невысокие сосны и можжевельники (фото А. Р. Гагинской). Однако уже в 2002 г., когда мы посетили остров, в местах гнездования бакланов все деревья погибли, некоторые виды (*Salix cinerea, Rosa subcanina, Sambucus racemosa*) выглядели чахлыми, явно испытывающими неблагоприятное воздействие чрезмерного количества экскрементов. На архипелаге Большой Фискар также очевидно губительное воздействие бакланов на древесную растительность — практически все можжевельники, вблизи (или среди) которых находились гнезда бакланов, высохли и погибли. Даже такие орнитокопрофильные виды, как *Sambucus racemosa* и *Rubus idaeus* сильно страдают от огромного количества азота, поступающего с гуано. Бакланы оказывают также механическое воздействие на растительность, поскольку каркас своего большого гнезда птицы строят из сучьев и крупных веток деревьев. Во время посещения нами Долгого Рифа мы наблюдали, как бакланы обламывают ветви сосны и осины на расположенном поблизости о-ве Зубец, которые используют для строительства своих гнезд. Кроме того, лоток своего гнезда они выкладывают мелкими веточками, стеблями тростника и сухой травой. Для выстилки гнезд птицы часто используют зеленые части травянистых растений (листья тростника, листья и соцветия ромашки приморской) (Гагинская, 1995). Таким образом, растения в местах гнездования бакланов страдают не только от птичьих экскрементов, но и от механических повреждений.

Финские исследователи при изучении влияния колоний баклана на растительность двух небольших островков, входящих в состав архипелага Таммисаари (Tammisaari, Nylandia), также обратили внимание на отрицательное влияние колоний баклана на древесную растительность. По словам Terhi Ryttari (Институт окружающей среды, г. Хельсинки), в результате механического воздействия и чрезмерного количества нитратов в почве на островах погибли *Padus avium*, *Empetrum nigrum* и многие кусты можжевельника. Уцелевшие же можжевельники, рябина и куст *Salix phylicifolia* серьезно страдают в местах гнездования бакланов. Однако финские ученые подчеркивают, что отрицательный эффект птичьих экскрементов на растительность сказывается только непосредственно в районе гнезд бакланов, и уже в нескольких метрах от гнезда растительность хорошо развита. При расширении площади бакланьих колоний растительность в районе гнезд погибает вследствие выжигания ее пометом.

На исследованных нами островках наблюдаем сходную картину. В непосредственной близости от гнезд из-за обильного поступления помета растительность практически отсутствует. Большое количество органических остатков скапливается вокруг гнезда и добавляется каждый сезон, поскольку бакланы достраивают свои гнезда на одном и том же месте. Эти остатки всегда влажные и сильно удобренные птичьим пометом во время сезона размножения. Здесь может расти только *Tripleurospermum maritimum*, выживая в непосредственном контакте с гнездами. В то же время летом почва вокруг гнезд, состоящая их разлагающихся растительных остатков и большого количества гуано, сильно прогревается, и в таких условиях даже самые нитрофильные растения не могут выжить. Однако уже в нескольких метрах от гнезд бакланов встречаются многие облигатные или факультативные нитрофильные виды: *Tanacetum vulgare, Polygonum boreale, Atriplex prostrata, Lepidotheca suaveolens, Barbarea arcuata, Viola maritima, V. tricolor, Chenopodium album* s.str., *Epilobium adenocaulon, Senecio vulgaris, Potentilla intermedia, Urtica dioica, Persicaria lapathifolia,* представленные хорошо развитыми экземплярами. Некоторые из этих видов, по-видимому, были занесены на остров чайками посредством эндо- или эпиорнитохории. Бакланы же являются ихтиофагами, а гнездовой материал они собирают обычно поблизости, следовательно, не привносят ничего нового во флору. Чуть подальше от гнезд на плоских гранитных лбах и в скальных трещинах развиты сообщества из *Sedum acre* и *Potentilla intermedia*, повсюду доминирует *Tripleurospermum maritimum.*

Там, где бакланы не гнездятся, на каменистых побережьях развиты роскошные высокотравные приморские луга, на которых доминируют *Valeriana sambucifolia, Tanacetum vulgare, Veronica longifolia, Rumex crispus, Tripleurospermum maritimum, Erysimum strictum, Vicia cracca, Artemisia coarctata, Achillea millefolium, Lythrum intermedium.* Несмотря на то что эти луга являются типичными приморскими сообществами, характерной их особенностью на островах с крупными колониями птиц является «гигантизм» большинства произрастающих здесь видов, которые выглядят очень мощными и высокими, с ярко-зелеными сочными листьями. Это связано с тем, что при значительном количестве азота и фосфора, поступающего с экскрементами птиц, происходит усиленное развитие вегетативных частей растений и удлиняются сроки их вегетации. С одной стороны, эти луга не подвержены прямому воздействию птиц — бакланы здесь не гнездятся, чайки выбирают для своих гнезд менее высокотравные участки, хотя птенцы часто находят убежище среди приморского высокотравья. С другой стороны, поскольку луга расположены на более низких участках побережья, с дождевой или морской водой во время штормов сюда поступают органические вещества с гуано, смытым с более возвышенных участков острова, где гнездятся бакланы и чайки. Кроме того, пролетая над лугами, птицы также удобряют этот участок. Таким образом, в понижениях рельефа на островах формируются богатые органикой почвы, что стимулирует мощный рост растений.

Особенно чутко реагируют на повышенное содержание нитратов в почве злаки, большинство из которых являются облигатными или факультативными нитрофильными видами. Злаки нередко доминируют в составе орнитогенных сообществ. На данную особенность растительного покрова птичьих островов обращали внимание многие авторы (Бреслина, 1987; Summerhayes, Elton, 1928; Мочалова, 2001; Хорева, 2003; Grønlie, 1948). На островах Финского залива наиболее часто встречаются в местах птичьих колоний следующие виды злаков: *Elytrigia repens, Festuca rubra, Arrhenatherum elatius*. Очень своеобразные сообщества из *Arrhenatherum elatius* и *Urtica dioica* отмечены, например, на о-ве Долгий Риф.

Водоемы на мелких скалистых островах, где гнездятся бакланы, представлены скальными «ваннами» и интенсивно используются птицами для купания и чистки. Такое воздействие птиц сильно влияет на растительность. Главный ущерб заключается в постоянном заиливании. Накопление ила приводит к подавлению фотосинтеза растений, и осадок, накапливающийся сверху, становится больше, чем растения могут выдержать, поэтому в таких водоемах высшие растения часто вообще отсутствуют. По берегам водоемов на островах с колониями бакланов в массе встречаются *Tripleurospermum maritimum* и *Lepidotheca suaveolens* (очевидно, занесенный сюда чайками), а также некоторые влаголюбивые орнитокопрофильные виды. Например, на Долгом Рифе особенно обильны *Chenopodium rubrum, C. glaucum, Atriplex prostrata* и *Persicaria minor*, причем *Chenopodium rubrum* и *Tripleurospermum maritimum* достигают здесь таких крупных размеров, что становятся едва узнаваемыми. Морфологические изменения у растений, произрастающих в птичьих колониях, неоднократно отмечались многими исследователями (Мочалова, 2001; Хорева, 2003; Бреслина, 1987; Grønlie, 1948; Summerhayes, Elton, 1928).

Особенности растительного покрова скальных островов с колониями чаек

Особенности растительного покрова, формирующегося на открытых скальных островах с крупными колониями чаек, рассмотрим на примере островов, расположенных в северной части Финского залива. Многие мелкие островки (Малый Фискар, Малая Отмель, Каменная Земля, Рябинник, Рябиновый Риф, Западный Гребень, Высокий Гребень и др.), входящие в этот район, представляют собой безлесные низкие сельги или, напротив, высокие купола, сложенные гранитами рапакиви.

Площадь большинства островов не превышает 5 га. На этих островах отмечены крупные колонии чаек (главным образом, серебристой чайки). К сожалению, мы не располагаем точными данными о численности гнездящихся на этих островах птиц. По-видимому, общее число чаек может достигать нескольких тысяч пар. Все островки крайне редко посещаются людьми из-за удаленности от материка, сложности высадки, которая возможна только в тихую погоду.

Растительный покров таких небольших мористых скальных островков с крупными колониями чаек формируется под воздействием двух основных факторов: экспозиции острова и орнитофауны. Растительность на птичьих скалистых островках довольно однообразна и бедна видами. На исследованных нами островках число видов сосудистых растений варьирует от 50 до 100. Скудный видовой состав объясняется орографическими причинами, а также экстремальными климатическими условиями, с которыми, в свою очередь, связаны эдафические условия. Однако главным фактором, который накладывает отпечаток на растительность, является орнитогенное воздействие.

Колонии чаек оказывают значительное влияние на растительный покров островов, не только обогащая почву нитратами и тем самым способствуя процветанию многих нитрофильных видов растений, но и посредством транспорта семян растений, в том числе многих заносных видов. В таких условиях формируются своеобразные растительные сообщества из нитрофильных и сорно-рудеральных видов: *Tripleurospermum maritimum, T. inodorum, Anthriscus sylvestris, Atriplex litoralis, A. prostrata, Galeopsis bifida, Urtica dioica, Artemisia vulgaris* s. l., *Viola tricolor, Isatis tinctoria, Bidens tripartita, Barbarea arcuata, Stellaria media, Senecio vulgaris, Chamomilla suaveolens, Potentilla norvegica, Polygonum aviculare, Chenopodium album, Capsella bursa-pastoris, Thlaspi arvense, Berteroa incana, Descurainia sophia, Fallopia convolvulus, Lepidotheca suaveolens, Arabidopsis thaliana* и др. Многие из этих видов не имеют специальных приспособлений к анемо- или гидрохории и попали на остров путем орнитохории (главным образом, эндоорнитохории). На огромную роль чаек в распространении растений указывали очень многие исследователи (Du Rietz, 1925; Grønlie, 1948; Gilham, 1953; Jonsell, 1961; Ардамацкая, 1967; Niemi, 1967, 1968; Sobey, 1976; Sobey, Kenworthy, 1979; Бреслина, 1987; Ребассоо, 1987; Vidal et al., 2000).

В отличие от бакланов чайки (Laridae) продуцируют меньшее количество помета и меньшее время проводят на своих гнездах, поэтому многие виды растений развиваются в непосредственном контакте с гнездом. На многих скалистых островах доминирует *Tripleurospermum maritimum* (на некоторых островах очень обилен *T. inodorum*). Особенно пышно этот вид растет в понижениях и трещинах скал, образуя сплошные лентообразные дерновины. Здесь же встречается и целый ряд других видов: *Trifolium repens, Sedum acre, Allium schoenoprasum, Potentilla intermedia, P. norvegica, Viola maritima, Rumex acetosella, Festuca rubra* и др.

Помимо такой фрагментарной растительности, нередко на островах наблюдается смыкание куртин *Tripleurospermum* и некоторых других видов и формируется сплошной покров из этих видов. Большую роль в процессе смыкания растительности играет *Sedum acre*, поскольку при избытке удобрений этот вид хорошо разрастается вширь, наступает на голые скалы и способствует увеличению покрытой растительностью площади скал. По всей видимости, на многих открытых скалистых островках с крупными колониями чаек мы наблюдаем процесс формирования первичной орнитогенной растительности, так похожий на детально описанный И. П. Бреслиной (1969, 1987) процесс формирования первичного орнитогенного покрова на островах Кольской Субарктики.

Особенности растительного покрова в колониях чаек, гнездящихся на моренных островах

Особенности растительного покрова небольших моренных островов с птичьими колониями были рассмотрены нами ранее на примере мелких островов, входящих в состав архипелага Березовые острова (Глазкова, 2007). Однако, поскольку коллективная монография, в которой были опубликованы сведения о влиянии колониальных птиц на растительный покров Березовых островов, не является общедоступной, мы считаем целесообразным в настоящей обзорной статье кратко изложить полученные нами результаты.

Архипелаг Березовые острова расположен в северо-восточной части Финского залива, в 2—4 км от материкового побережья. Площадь исследованных нами небольших островов сильно варьирует: самые мелкие из них (Длиннобережный, Близнецы, Рябиновый, Каменистый и др.) имеют площадь менее 1 га, большинство из них практически лишены лесной растительности; наиболее крупные острова с крупными колониями птиц (Большая Отмель, Цепной, Рондо, Равица) имеют площадь 10—20 га и покрыты лесом. Все острова невысокие, каменистые или песчано-каменистые.

По данным Ю. Н. Бубличенко (2007), проводившей орнитологические исследования на малых островах архипелага в 2002—2005 гг., число гнездящихся на этих островах чаек и крачек варьирует от 15—20 до 800—900 пар. На островах гнездятся и другие виды морских колониальных птиц, однако наиболее интенсивно воздействуют на растительный покров именно чайки (в первую очередь серебристая чайка), как по причине наибольшей численности, так и в силу особенностей гнездования. Многие островки с колониями птиц нередко посещаются людьми для сбора яиц чаек, поэтому не исключается возможность заноса некоторых сорных видов растений посредством антропохории.

В отличие от открытых скалистых островов с крупными колониями чаек, расположенных в северной части Финского залива, на многих из которых под воздействием птиц формируется первичный орнитогенный растительный покров (Glazkova, 2006; Глазкова, Глазков, 2007), на моренных островах с колониями чаек, как правило, формируется вторичный орнитогенный покров.

На Березовых островах хорошо развитый покров существовал еще до поселения птиц. Еще 20 лет назад колонии гнездящихся на островах чаек не были столь многочисленны (Храбрый, 1984), и, по-видимому, их влияние на растительный покров островов было незначительным. В последнее время наблюдается стремительный рост численности серебристой чайки и клуши на островах архипелага (Бубличенко, 2007), следствием которого являются значительные изменения растительного покрова.

Степень воздействия чаек на растительный покров островов определяется численностью их колоний. На островах, где численность чаек не превышает нескольких десятков пар, это воздействие незначительно, изменение растительности происходит только в местах гнездования птиц и выражается, прежде всего, в появлении некоторых сорных видов растений, занесенных чайками. Эти виды, как правило, встречаются непосредственно возле чаячьих гнезд и на их тропах. Набор их невелик — обычно 3—5 видов: *Lepidotheca suaveolens, Stellaria media, Capsella bursa-pastoris, Chenopodium album, Polygonum aviculare* s.str. Умеренное поступление азота и фосфора с птичьими экскрементами стимулирует рост большинства видов растений.

Иную картину мы наблюдаем на островах, где численность гнездящихся птиц достигает нескольких сотен пар. Наиболее крупные колонии птиц (главным образом, серебристой чайки и клуши) расположены на островах Рондо (750—900 пар на площади 10.49 га) и Большая Отмель (350—580 пар на площади 10.27 га) (Бубличенко, 2007). На Рондо птицы охотно занимают не только прибрежную, но и центральную лесистую часть острова, где селятся в разреженном лесу из березы, черемухи, рябины, можжевельника и альпийской смородины, устраивая гнезда среди травянистой растительности и камней. Колонии чаек на этих островах очень плотные и расстояние между гнездами достигает 0.8—3.0 м. В результате токсического эффекта гуано, а также механического повреждения растений чайками многие виды растений исчезают, в то же время наблюдается усиленный рост многих нитрофильных видов, а также видов, устойчивых к вытаптыванию. Среди растений, наиболее часто встречающихся в местах птичьих колоний, можно отметить *Anthriscus sylvestris, Galeopsis bifida, Atriplex littoralis, Isatis tinctoria, Viola maritima, V. tricolor, Sedum acre, Urtica dioica, Achillea millefolium, Chelidonium majus, Taraxacum officinale, Arabidopsis thaliana, Artemisia vulgaris, A. campestris, Rumex crispus, R. acetosella, Polygonum aviculare* s. l., *Persicaria lapathifolia, Silene nutans, Solidago virgaurea, Potentilla argentea, Chamaenerion angustifolium, Elytrigia repens, Poa pratensis, Arrhenatherum elatius,* а также некоторые нитрофильные виды кустарников — *Sambucus racemosa* и *Rubus idaeus.*

Многие виды растений в районе птичьих колоний имеют увеличенные размеры. Например, огромные заросли по каменистым побережьям в районе колонии образует *Isatis tinctoria*, представленная высокими, хорошо развитыми растениями. Крупных размеров достигают листья и ягоды *Fragaria vesca,* которая обильна в районе колонии чаек. На приморских высокотравных лугах также представлены высокие, хорошо развитые растения. Состав заносных видов становится более разнообразным (10—15 видов). Помимо упомянутых выше видов появляются *Epilobium adenocaulon, Spergularia rubra, Lepidium ruderale, Erysimum cheiranthoides, Senecio vulgaris, Poa annua, Descurainia sophia.*

Некоторые участки лугов сильно вытоптаны чайками. При большой численности колониальных птиц вытаптывание является важным фактором, влияющим на растительный покров. Этот фактор приводит к уменьшению проективного покрытия растительности. Механическое уничтожение или повреждение растений происходит и при строительстве гнезд, когда чайки собирают и выдергивают растения неподалеку от них. Многие виды приморских лугов (например, *Phalaroides arundinacea, Atriplex litoralis, Filipendula ulmaria*) сильно повреждены (общипаны) птицами. В местах наиболее плотного скопления чаек под влиянием деятельности птиц происходит изменение структуры растительных сообществ, формируется вторичный орнитогенный покров.

По всей видимости, в случае дальнейшего увеличения численности чаек на островах Большая Отмель и Рондо будет происходить процесс дальнейшего обеднения флоры, а также фрагментация и разрушение первичного растительного покрова (в первую очередь, гибель древесно-кустарниковой растительности) и формирование открытых растительных сообществ из наиболее устойчивых орнитокопрофильных видов на сильно измененных птицами (орнитогенных) почвах. Подобные изменения растительного покрова отмечены, например, для ряда «птичьих» островков Финского залива, расположенных близ северного побережья Эстонии (Ratas et al., 1995; 1997).

Многие авторы (Хорева, 2003; Зеленская, Хорева, 1995; Gillham, 1953) обращали внимание на то, что в результате чрезмерного поступления помета на некоторых островах с крупными колониями птиц полностью уничтожается растительность. Зарубежные ученые (Sernander, 1912; Grønlie, 1948) нередко в качестве классического примера полной деградации растительного покрова под влиянием птиц приводят о-в Святого Павла в Атлантическом океане у берегов Южной Америки, о котором Ч. Дарвин (Darwin, 1845), посетивший этот остров 16 февраля 1832 г. во время своего путешествия на корабле «Бигль», писал: «Not a single plant, not even a lichen, grows on this island» (На этом острове не растет ни одно растение, даже лишайник). Эту же закономерность отмечали дальневосточные исследователи (Мочалова, 2001; Хорева, 2003, Зеленская, Хорева, 2006) при изучении влияния на растительный покров тихоокеанской чайки, численность которой на некоторых островах Охотского моря достигает 6—8 тыс. гнездящихся пар.

На исследованных островах Финского залива мы не отметили крайней деградации растительного покрова под влиянием чаек. По-видимому, это связано как с меньшей численностью птиц, так и с менее продолжительным отрезком времени, в течение которого колонии существуют на островах Финского залива.

Еще одним фактором, способствующим сохранению растительности на островах Финского залива с крупными птичьими колониями, возможно, является тот факт, что в зимнее время, когда замерзает залив, птицы покидают острова, тогда как на тропических островах птицы пребывают круглый год.

Основные черты орнитокопрофильной растительности островов Финского залива

Можно выделить основные черты, присущие растительному покрову островов Финского залива с крупными птичьими колониями:

— флора бедна видами;

— увеличение числа сорно-рудеральных видов растений;

— уменьшение обилия или исчезновение многих не орнитокопрофильных видов, в первую очередь деревьев и кустарников;

— увеличение числа и обилия нитрофильных видов растений;

— биоморфологические изменения растений (с одной стороны, гигантизм нитрофильных видов, т. е. увеличение размеров вегетативных, а в ряде случаев генеративных органов растений; с другой — низкорослость и стерильность некоторых видов растений).

Основные действующие факторы, приводящие к изменению растительного покрова на островах под влиянием жизнедеятельности колониальных птиц, те же, что и на многих других птичьих островах, описанных как зарубежными (Grønlie, 1948; Gillham, 1953, 1956; Sobey, 1976; Sobey, Kenworthy, 1979), так и отечественными исследователями (Бреслина, 1969, 1987; Мочалова, 2001; Хорева, 2003):

— механическое воздействие птиц на почву (вытаптывание, рыхление и раскапывание почвы);

— изменение химического состава почвы под влиянием большого количества экскрементов и других органических веществ (пищевых остатков, гнездового материала);

— перенос птицами зачатков растений (посредством эндо-, син- и эпиорнитохории);

— механическое уничтожение и повреждение растений птицами (общипывание, обламывание, вытаптывание растений).

Следует отметить, что представленные выше результаты исследований на островах Финского залива являются предварительными. Безусловно, необходимо проведение более детальных комплексных исследований на островах с крупными колониями птиц с целью выявления закономерностей формирования растительного покрова и детальной характеристики разных аспектов орнитогенного воздействия.

Благодарности

Я искренне признательна В. Н. Шамраю, И. И. Бобряшову, С. И. Комиссарову, А. Косикову, С. Рыбкину, И. Гржибовскому за всестороннее содействие при проведении флористических исследований на островах Финского залива. Особую благодарность хочется выразить И. Ю. Пискорскому, капитану яхты «Родшер», и А. Касинскому, капитану яхты «Урания», благодаря профессионализму которых удалось посетить более 50 островов Финского залива. Хочется выразить глубокую признательность П. Б. Глазкову, А. А. Калашниковой, Е. А. Осипову, В. Н. Храмцову, Ю. Н. Бубличенко и другим участникам островных экспедиций, совместно с которыми проводились исследования на островах Финского залива. Я благодарю также Terhi Ryttari (Finnish Environment Institute, Helsinki) за предоставление некоторых неопубликованных материалов и возможность в 2007 г. участвовать в исследовании растительности ряда финских островов с колониями большого баклана.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-0449658 и 05-04-63009), Министерства окружающей среды Финляндии / Финляндско-Российской рабочей группы по охране окружающей среды; Финляндского фонда защиты окружающей среды (the Finnish Foundation for Nature Protection / the Rafael Kuusakoski Memorial Trust).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ардамацкая Т. Б. Влияние массовых колоний птиц на растительность и животное население острова Орлова // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967. С. 113—114.

Бреслина И. П. Флора и растительность Семи островов и прилегающего побережья Восточного Мурмана // Ботанические исследования. Тр. Кандалакшск. гос. заповедника. Мурманск, 1969. Вып. 7. С. 259—382.

Бреслина И. П. Орнитофильная флора островов Кандалакшского залива Белого моря // Экология. 1979. № 2. С. 42—52.

Бреслина И. П. Роль морских колониальных птиц в становлении флоры и растительности мелких островов Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы биосферы. М., 1981. Вып. 2. С. 15—23.

Бреслина И. П. Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской Субарктики. Л., 1987. 199 с.

Бреслина И. П., Карпович В. Н. Развитие растительности под влиянием жизнедеятельности колониальных птиц // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 5. С. 690—696.

Бубличенко Ю.Н. Птицы // Природная среда и биоразнообразие заказника «Березовые острова» (Финский залив) Под ред. Е. А. Волковой, Е. А. Глазковой, Г. А. Исаченко, В. Н. Храмцова. СПб., 2007. С. 289—317.

Гагинская А. Р. Большой баклан Phalacrocorax carbo — гнездящийся вид Ленинградской области // Рус. орнитол. журн. 1995. Т. 4. № 3/4. С. 93–96.

Глазкова Е. А. Влияние морских колониальных птиц на растительный покров Березовых островов // При́родная среда и биоразнообразие заказника «Березовые острова» (Финский залив) / Под ред. Е. А. Волковой, Е. А. Глазковой, Г. А. Исаченко, В. Н. Храмцова. СПб., 2007а. С. 186—188.

Глазкова Е. А. Дополнение к флоре островов северной части Финского залива (Ленинградская обл.) // Новости систематики высших растений. 2007б. Т. 39. С. 280—306.

Глазкова Е. А., Глазков П. Б. Таинственный архипелаг в Финском заливе // Природа. 2007. № 1. С. 55—66.

Зеленская Л. А., Хорева М. Г. Увеличение численности гнездовой колонии тихоокеанской чайки (Larus schistisagus) и деградация растительного покрова на острове Шеликан (Тауйская губа, Охотское море) // Экология. 2006. № 2. С. 140—148.

Зеленская Л.А., Частухина С. А. Влияние гнездования тихоокеанской морской чайки на растительность острова Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) // Экология, продуктивность и генезис травяных экосистем Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 129—137.

Иванов А. Н. Орнитогенные геосистемы малых островов Северной Пацифики // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. 4-й науч. конф., ноябрь 2003 г. Петропавловск-Камчатский, 2003. С. 47—51.

Иванов А. Н. Орнитогенные геосистемы малых островов Северной Пацифики // Изв. географич. о-ва. 2005. Вып. 4. С. 48—54.

Мочалова О. А. Флора и растительность в колониях морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М., 2001. Вып. 3. С. 72—80.

Носков Г. А., Федоров В. А., Гагинская А. Р. и др. Об орнитофауне островов восточной части Финского залива // Рус. орнитол. журн. 1993. Т. 2. № 2. С. 163—173.

Парфентьева Н. С. Растительность Айновых островов // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Мурманск, 1969. Вып. 7. С. 413—424.

Парфентьева Н. С., Бреслина И. П. Флора Айновых островов // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Мурманск, 1969. Вып. 7. С. 390—412.

Ребассоо Х.-Э. Формирование растительного покрова морских островков Западной Эстонии // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 12. С. 1525—1532.

Ребассоо Х.-Э. Биоценозы островков восточной части Балтийского моря, их состав, классификация и сохранение (Biocoenoses of eastern Baltic islets, their composition and protection). Таллинн, 1987. Т. 1. 402 с.

Татаринкова И. П. О влиянии птиц на растительность острова Большого Айнова (Западный Мурман) // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967. С. 111—112.

Татаринкова И. П. Количественная характеристика экскреторной деятельности крупных чаек и ее влияние на растительность // Роль животных в функционировании экосистем. М., 1975. С. 107—110.

Тихомиров Б. А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.; Л., 1959. 104 с.

Хорева М. Г. Флора островов Северной Охотии. Магадан, 2003. 173 с.

Храбрый В.М. Птицы Березовых островов // Материалы по фауне Выборгского заказника. Л., 1984. С. 116—146.

Частухина С. А. Растительность острова Шеликан (Амахтонский залив Охотского моря) и ее изменения под воздействием тихоокеанской чайки // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 84—89.

Шафер В. Основы общей географии растений. М., 1956. 380 с.

Bergman G. Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors // Acta Zool. Fenn. 1939. Vol. 23. P. 1—134.

Bergman G. Förändringar i vegetation och fågelfauna skärgård under senare år // Finlands Natur. 1948. Bd 7. S. 16—23.

Darwin Ch. Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H. M. S. Beagle round the world, under the Command of Capt. Fitz Roy, R. N. (Second ed.), London, 1845 (The Voyage of the Beagle).

Du Rietz G. E. Die Hauptzüge der Vegetation des äusseren Schärenhofs von Stockholm // Svensk Bot. Tidskr. 1925. Bd 19. H. 3. S. 347—369.

Gillham M. E. An Ecological account of the vegetation of Grassholm Island, Pembrokeshire // J. Ecol. 1953. Vol. 41. N 1. P. 84—99.

Gillham M. E. Ecology of the Pembrokeshire Islands // J. Ecol.: IV. Effects of treading and burrowing by birds and mammals. 1956. Vol. 44. N 1. P. 51—82.

Glazkova E. Merimetso muuttaa kasvillisuuden // Ympäristö. 2006. N 8. S. 10—11.

Glazkova E. The impact of colonial sea birds on the vegetation of the islands in the Gulf of Finland // 4th International Conference «Research and conservation of Biological Diversity in Baltic Region». Book of Abstracts, Daugavpils, Latvia, April 25—27, 2007a. P. 36—38.

Glazkova E. A. The impact of colonial sea birds on the vegetation cover of the islands in the Gulf of Finland (within Russia) // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. 2007b. Vol. 7. N 2. P. 121—128.

Grønlie A. M. The Ornithocoprophilous Vegetation of the Bird-Cliffs of Røst in the Lofoten Islands, Northern Norway // Nytt Magasin for Naturvidenskapene. Oslo. 1948. Bd 86. P. 117—243.

Hagerup O. Communities of birds of the northern Atlantic Ocean // Videns. Medd. Dansk. Naturhist. Foren. 1926. Bd 82. S. 127—151.

Holmboe J. Einige Grundzüge von der Phlanzengeographie Norwegens. Bergens Museums Aarbok 1924—1925. Naturvidensk. Række. Nr. 3. Bergen. P. 35.

Häyrén E. Uber die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvarminne // Acta Soc. Fauna et Flora Fennica. 1914. Vol. 39. N 1. P. 1—193.

Jonsell B. Kärlväxtfloran på exponerade skär i Oxelösunds skärgård // Svensk Botanisk Tidskrift. 1961. Bd 55. H. 2. S. 313—339.

Luther H. Veränderungen in der Gefässpflanzenflora der Meeresfelsen von Tvärminne // Acta Bot. Fenn. 1961. Vol. 62. P. 1—100.

Luther H., Nordgren C. Måsarnas inverkan på utskärens växtlighet // Finlands natur. 1966. H. 25. S. 2—5.

Menkhors P. W., Kerry K. R., Hall E. F. Seabird Islands No. 181: Mud Islands, Port Phillip Bay, Victoria // Corella. 1988. Vol. 12. P. 72—77.

Niemi Å. Hemerophilous plants on gull skerries in the archipelago SW of Helsingfors // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1967. Ny ser. 43. S. 8—16.

Niemi Å. Lepidium ruderale on gull skerries in the archipelago SW of Helsingfors // Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn. 1968. Ny ser. 44. S. 5—12.

Ossipov D., Gaginskaya A. A pearl of nature in the Gulf of Finland: The Bolshoy Fiskar Archipelago — not yet protected, but should be. WWF Baltic Bulletin, 1994. N 5. P. 27—28.

Ostenfeld C. H. The land-vegetation of the Færöes // Botany of the Færöes. Copenhagen. 1908. Vol. III. S. 867—1026.

Ratas U., Nilson E. et al. Development of landscapes on the islands of the Kolga Bay // Year-Book of the Estonian Naturalists' Society. 1995. Vol. 76. Nature of the Islands of the Gulf of Finland. P. 137—163.

Ratas U., Nilson E., Kont A. et al. Insular Landscapes // Small Islands of Estonia. Landscape ecological studies. Eds U. Ratas, E. Nilson. Tallinn, 1997. P. 66—130.

Rusanen P., Gaginskaya A. The Great Cormorant as a breeding species of the Leningrad Region, Russia // Vogelwelt. 2003. Vol. 124. P. 77—78.

Sernander R. Studier öfver lafvarnes biologi. Nitrofila lafvar // Svensk Botanisk Tidskrift. 1912. Bd 6. H. 3. S. 803—883.

Sobey D. G. The effect of herring gulls on the vegetation of the isle of May // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1976. Vol. 42. Pt. 4. P. 469—485.

Sobey D. G., Kenworthy J. B. The relation between herring gulls and vegetation of their breeding colonies // J. Ecol.: 1979. Vol. 67. N 2. P. 469—496.

Summerhayes V. S., Elton C. S. Further contributions to the ecology of Spitsbergen // J. Ecol. 1928. Vol. 16. N 2. P. 193—268.

Vevers H. G. The land vegetation of Ailsa Craig // J. Ecol. 1936. Vol. 24. P. 424—445.

Vidal E., Jouventin P., Frenot Y. Contribution of alien and indigenous species to plant-community assemblages near penguin rookeries at Crozet archipelago // Polar Biology. 2000. Vol. 26. N 7. P. 423—437.

SUMMARY

The detailed investigations of vegetation cover at the bird colonies have been carried out in 2002—2005 on the islands in the Gulf of Finland within Russia. The author has surveyed 20 islets located in the northern part of the Gulf of Finland near the Russian-Finnish border (Dolgiy Rif, the Bolshoy Fiskar Archipelago, Zubetz, etc.), and 14 islets of the Berezovye Islands Archipelago.

It was shown that special ornithocoprophilous flora and vegetation forms in nesting sites of the great cormorant (*Phalacrocorox carbo sinensis*) and sea gulls (*Larus* spp.) under the effect of activity of seabirds. The main typical features of the ornithocoprophilous vegetation of the islands in the Gulf of Finland are as follows: poorness in species; the increase of weeds and alien plants number in the vegetation cover; the luxuriant growth of nithrophilous species the decrease of abundance or elimination of many non-ornithocoprophilous species; biomorphological changes of the plant habit. The most distinct destructive effect is exerted by birds on trees and dwarf shrubs.

Characteristics of different aspects of birds' impact on the vegetation cover (mechanical impact of the birds on the soil; changes of the soil chemical composition; transporting plant germs by the birds: mechanical damage of the plants by the birds by browsing, breaking, trampling the plants) are given. The role of birds in the formation of primary and secondary vegetation cover of the islands has been shown.

A brief review on literature devoted to the impact of colonial birds on vegetation cover of the islands is given, as well as the terminology on the subject is discussed.

УДК 581.9 (235.31) + 581.526 (235.31)
Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 7

© З. А. Янченко

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ПЛАТО ПУТОРАНА (ОКРЕСТНОСТИ ОЗЕРА ЛАМА)

Z. A. YANCHENKO. FLORA OF VASCULAR PLANTS IN THE NORTHWESTERN PUTORANA PLATEAU (THE LAMA LAKE VICINITY)

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства
Крайнего Севера СО Россельхозакадемии
663302 Норильск, ул. Комсомольская, 1
Факс (3919) 468682
E-mail: yanchenko70@mail.ru
Поступила 15.04.2007
Окончательный вариант получен 09.10.2008

Во флоре сосудистых растений северо-западной части плато Путорана (горы Ламские и Микчангда в окрестностях оз. Лама) выявлено 314 видов из 52 семейств и 144 родов. В лесном поясе — 283 вида из 51 семейства и 136 родов; в подгольцовом — 189 из 40 семейств, 106 родов; в гольцовом — 126 из 32 семейств, 72 родов. Выявлены особенности распределения видов по высотному градиенту и эколого-ценотическая приуроченность растений. По уровню видового богатства, общему составу и соотношению географических элементов флора имеет общие черты как с бореальной, так и с гипоарктической и арктической флорами, что связано с высотной поясностью в горах и пограничным положением плато Путорана между зонами тайги и тундры.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, ландшафт, высотная поясность, плато Путорана.

Плато Путорана находится на северо-западной окраине Среднесибирского плоскогорья, считается его самой высокой частью и представляет собой базальтовый кристаллический массив. Средняя высота гор 900—1200 м над ур. м.[1] максимальная 1700 м, вершины их преимущественно плоские.

Большая плеяда отечественных ученых проводила ботанические исследования на плато Путорана (Пармузин, 1959, 1960; Куваев и др., 1971; Мироненко и др., 1971; Водопьянова, Крогулович, 1974; Водопьянова, 1975, 1976; Мироненко, 1975; Андрулайтис и др., 1976; Махаева, 1976; Куваев, 1980, 1983; Кожевников, 1981, 1986; Куваев, Лазарев, 1981; Норин, Китсинг, 1981, 1982; Ухачева, Кожевников, 1984, 1987; Заноха, 2002; Поспелова, 2006; Поспелова, Поспелов, 2007). Результатом их работ стали монографии и статьи, где дана характеристика ландшафтов, растительности и флоры.

Интерес к изучению флоры одной из горных систем плато Путорана в районе оз. Лама вызван географическим положением (край плато), зонально-климатическими особенностями территории — здесь проходят границы между таежной и тундровой природными зонами, Арктической и Бореальной флористическими областями, Атлантической и Сибирской климатическими областями. До настоящего времени детальных исследований флоры на внутриландшафтном уровне в границах плато не проводилось. В связи с этим особое внимание уделено изучению распределения видов сосудистых растений в ландшафтной структуре высотных поясов, выявлению закономерностей и особенностей их размещения.

Характеристика района исследований

Местоположение. В пределах плато Путорана выделяются несколько крупных горных массивов, имеющих собственные названия. Район наших исследований — Микчангда и Ламские горы, расположенные на северо-западе плато (рис. 1). Горы Микчангда ограничены на юге оз. Лама, на севере и западе — р. Микчангда, на востоке — р. Никита-Юрех. Комплекс Ламских гор заключен между 3 озерами — Лама (на севере). Глубокое (на юге), Мелкое (на западе) и горами Чая-Аян (на востоке). Как и большинству гор плато Путорана, им свойственна многоступенчатость и сильная изрезанность склонов, большое число водопадов, распространенность осыпей и развалов камней в верхних частях склонов, а в отличие от большей части территории вершины здесь не плоские, а гребнеобразные. Оз. Лама — одно из крупных глубоких озер, характерных для западной части плато.

---

[1] Здесь и далее все высоты над ур. м.

Рельеф. На исследованной территории хорошо выражены 4 крупные элемента мезоландшафта: берег озера, шлейф, склон и вершина горы. Берег представлен пологими (3—5°) песчаными и песчано-галечниковыми пляжами 10—50 м шир., заливаемыми во время паводков и отграниченными от шлейфа слаборазвитым береговым валом или склонами берега. За ними с отметок 58—61 м начинается покатый (>5—10°) шлейф, вертикальная протяженность которого варьирует от 2 до 3 км. На шлейфе имеются невысокие (до 3 м) повышения, короткие (до 500 м) гряды, дренированные террасы, слабодренированные и заболоченные понижения на них и между ними, карстовые воронки разной глубины (до 5—10 м) и диаметра (20—40 м), глубоко врезанные каменистые русла как пересыхающих, так и полноводных ручьев и небольшие неглубокие (до 1 м) озера. Начиная с высоты 200 м на склонах юж-

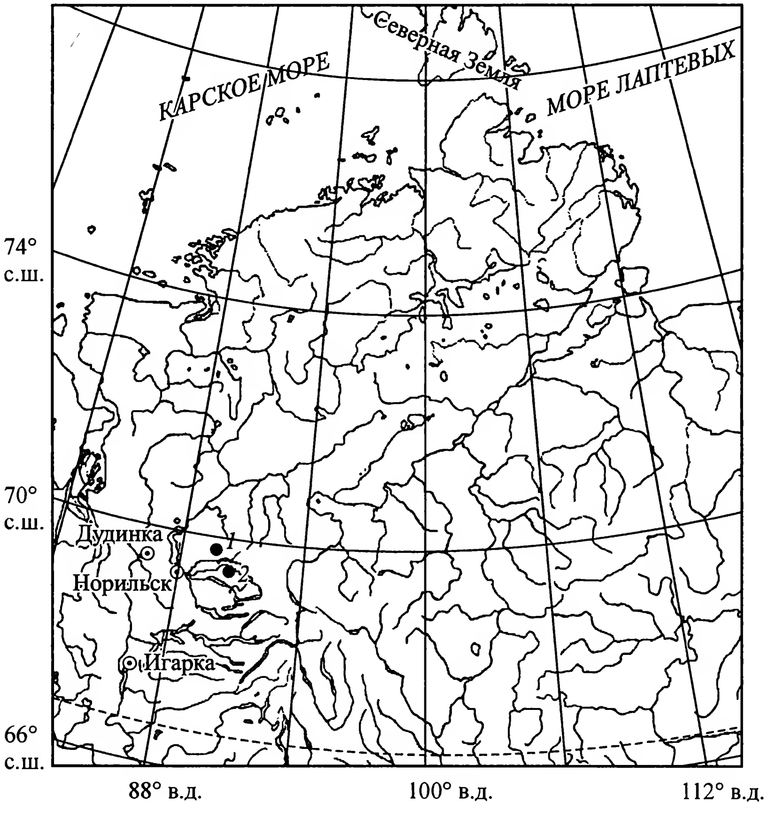


Рис. 1. Район исследований.
1 — горы Микчангда, *2* — Ламские горы.

ной экспозиции и со 125 м — северной, идет крутой (20—45°) склон. На нем чередуются развалы камней и сухие террасированные участки. Из-за сложности и высокой опасности подъема вершины гор в этой части территории посетить не удалось.

В районе р. Пропадающей исследованы 2 крупных элемента ландшафта — склон и вершина горы. На склоне на нижней (380—500 м) и средней (500—600 м) покатых его частях развиты террасы, на верхней (600—800) крутой — развалы камней и осыпи. Труднодоступные грядообразные вершины гор (1—2 м шир., протяженностью в несколько километров) имеют каменистые поверхности.

Климат. Плато Путорана находится в поясе субарктического климата на границе Атлантической и Сибирской областей (Алисов, 1956). По данным ближайшей к району работ метеостанции на оз. Лама (ныне не действует), температура воздуха самого теплого месяца (июля) в лесном поясе 12.6 °С, а самого холодного (января) -30.1 °С. Среднегодовое количество осадков 547 мм, половина из них приходится на лето. Продолжительность безморозного периода 108—125 дней. Снежный покров устанавливается в октябре. Продолжительность периода со снежным покровом 233—243 дня. По устному свидетельству сотрудников, зимующих на стационаре, высота снежного покрова в лесном поясе в среднем около 1 м. Однако снег распределяется неравномерно: задерживается на шлейфе среди лесной растительности, образует переметы высотой 2 м в районе берега, сдувается со склонов и накапливается в воронкообразных разломах, трещинах, в результате чего образуются снежники. На склонах северной экспозиции снежники сохраняются в течение всего лета, а на южных — растаивают к концу июля. Разрушение снежного покрова происходит начиная с середины мая до начала июня. В летний период преобладают западные и северо-западные ветры, а зимой господствуют южные и юго-восточные (Справочник.., 1967).

Почвы и растительность. Согласно почвенно-географическому районированию СССР (Почвенно-географическое.., 1962), Путоранская горная почвенная провинция входит в состав северо-таежной подзоны глеево-мерзлотно-таежных почв Восточно-Сибирской мерзлотно-таежной области. Почвы формируются на рыхлых четвертичных отложениях. В лесном поясе преобладают охристые подбуры с высоким содержанием гумуса во всех почвенных горизонтах, высокой кислотностью верхних горизонтов и слабокислой реакцией нижних. Из-за близкого залегания монолитной породы на глубине 20—40 см почвы маломощны (Соколов, 1976). В подгольцовом поясе выделены морфологически сходные почвы со

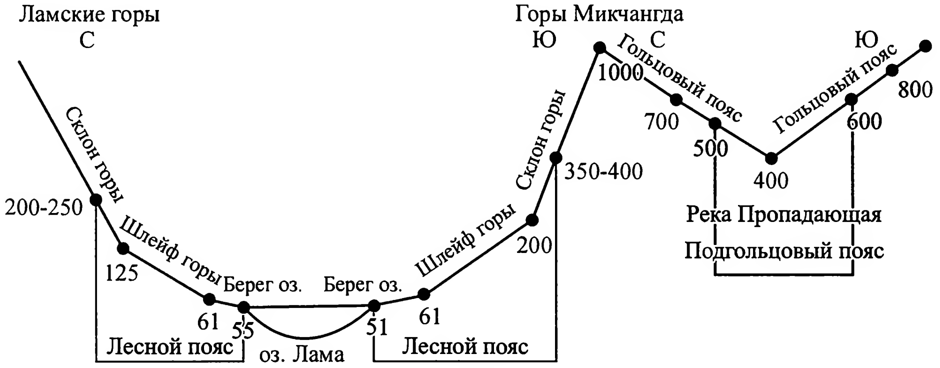


Рис. 2. Профиль района исследований.

С — склоны северной экспозиции, Ю — склоны южной экспозиции. Цифровые обозначения — высота над ур. м.

среднекислой реакцией, высокой гумусированностью и насыщенностью (Березовский, 1986).

По геоботаническому районированию территория относится к восточносибирской подобласти светлохвойных лесов Евразиатской хвойнолесной (таежной) области (Геоботаническое.., 1947), а по флористическому — к бореальной флористической области (Толмачев, 1974). В горах выражена высотная поясность: выделяются лесной, подгольцовый и гольцовый пояса. На склонах разной экспозиции границы высотных поясов различаются по высоте (рис. 2), что соответствует общим представлениям о положении поясных границ (Рябчиков, 1968).

Лесной пояс (рис. 3) имеет протяженность по шлейфу и склону около 4 км на северном берегу озера и около 2 км на южном, расположен на высотах от 44—53 до 200—250 м на склонах северной экспозиции и до 350—400 м на южных склонах. Наибольшие площади занимают смешанные редколесья из *Larix sibirica*, *Picea obovata* и *Betula tortuosa*, что специфично для лесных сообществ именно северо-запада Путорана в отличие от южной и восточной частей плато, где доминируют чистые лиственничники (Водопьянова, 1975, 1976). В низких сырых участках развиваются лиственничные редины с *Betula nana* и *Salix glauca* в кустарниковом ярусе, встречаются небольшие участки со сфагновыми ельниками (*Picea obovata*). Заболоченные территории занимают бугристо-болотные комплексы. На сухих дренированных террасах развиты березняки (*Betula tortuosa*), вдоль ручьев обычны прирусловые ивняки (*Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. glauca*).

Подгольцовый пояс представлен на склонах разной экспозиции в районе р. Пропадающей (рис. 4). Протяженность его по склону около 1—2 км, на склонах северной экспозиции расположен на высотах от 350—400 до 500 м и на южных — до 600 м. На террасах преобладают кустарниковые заросли из *Alnaster fruticosa*, *Juniperus sibirica*, *Betula nana* (на северных склонах имеет стелящуюся форму)

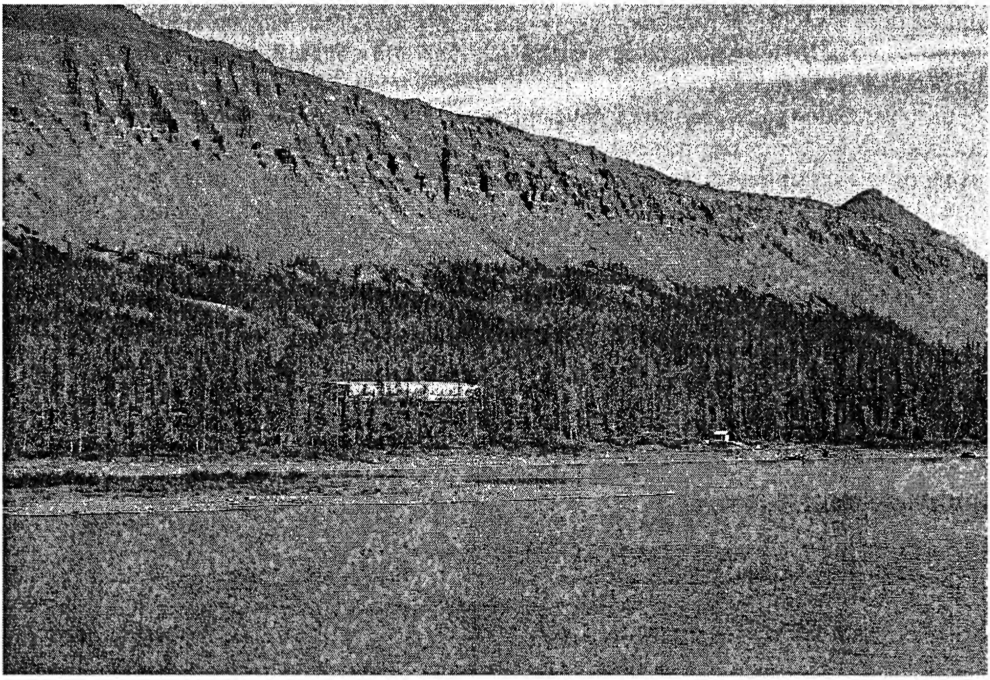


Рис. 3. Лесной пояс (горы Микчангда, окрестности оз. Лама).

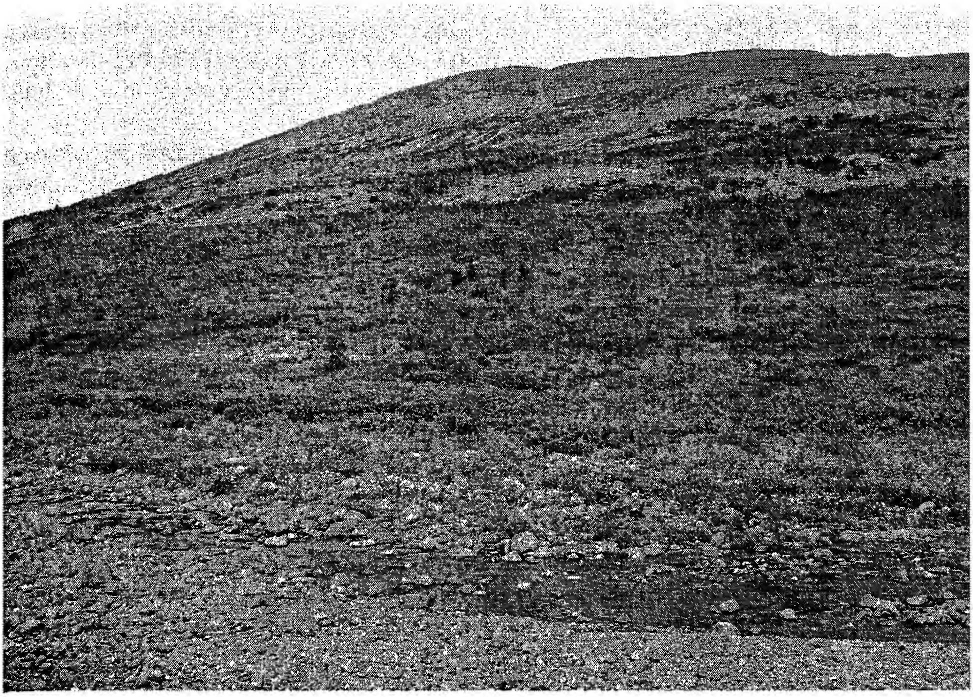


Рис. 4. Подгольцовый и гольцовый пояса (горы Микчангда, окрестности р. Пропадающей).

и горно-тундровые сообщества (*Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Empetrum subholarcticum*). Вдоль русла реки развиты ивняки (*Salix lanata*).

Гольцовый пояс имеет по склону и вершине протяженность 1—1.5 км, расположен на северных склонах на высотах от 500 до 700 м и на южных — от 600 до 800 м. Ландшафт однообразен: обычны развалы камней и осыпи с единичными экземплярами растений или отдельными пятнами сомкнутого растительного покрова. На сырых террасах представлены кустарничковые сообщества (*Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris*). На вершинах гор выше 800 м встречаются разреженные растительные группировки из *Salix polaris*, *Novosieversia glacialis*, *Myosotis alpestris*, subsp. *asiatica*, *Minuartia macrocarpa*, *Dryas octopetala*.

Материалы и методика

Работа выполнена в пределах буферной зоны Государственного природного заповедника «Путоранский» в 2005—2007 гг.: на территории стационара фонового мониторинга «Микчангда» и на р. Пропадающей в горах Микчангда на северном берегу оз. Лама; в Ламских горах на южном берегу. На первом этапе исследований экспедиционный лагерь базировался в средней части северного берега (69°34′ с. ш., 90°19′ в. д.) оз. Лама, на втором — на р. Пропадающей в юго-западной части гор Микчангда (69°37′ с. ш., 90°26′ в. д.), на третьем — на южном берегу оз. Лама (69°31′ с. ш., 90°08′ в. д.). Таким образом, работа проведена на макросклонах разной экспозиции.

В отечественной флористике вопрос о емкости понятий и определений в этой области науки всегда был дискуссионным (Толмачев, 1932, 1974, Камелин, 1973, 2007, Юрцев, 1982, 1987; Ребристая, 1987, и др.), несмотря на попытку, предпринятую Б. А. Юрцевым и Р. В. Камелиным (1991) систематизировать понятия о природных флорах. В данной работе приняты определения, предложенные Б. А. Юрцевым (Юрцев, 1975, 1982; Юрцев, Семкин, 1980).

Флора изучена на площади около 130 км² на 3 уровнях: локальная окрестностей оз. Лама, 3 конкретные для каждого из высотных трех поясов и 55 парциальных внутри каждого пояса.

В каждом поясе была выполнена классификация элементов ландшафта. В результате в лесном поясе выделено 28 элементов, в подгольцовом — 19, в гольцовом — 8. Для каждого элемента в его естественных границах, но не менее чем на площади 100 м², были сделаны геоботанические описания в повторностях от 3 до 50, всего 672 (353 в лесном, 230 в подгольцовом, 89 в гольцовом). Для сосудистых растений, которые являются основным предметом исследования, были составлены полные списки. Для каждого вида было определено проективное покрытие (визуально в процентах), которое далее было переведено в баллы обилия по шкале Браун-Бланке (r — редко, менее 1 % — +, до 5 % — 1 балл, 6—12.5 % — 2а, более 12.5 до 25 % — 2б, 26—50 % — 3, 51—75 % — 4, 76 — 100 % — 5 баллов). На основе этих данных для каждого вида была подсчитана константность по 5-балльной шкале (с шагом в 20 %), которая вместе со сведениями об обилии приведена в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Характеристики и распределение сосудистых растений по высотному градиенту в горах Ламские и Микчангда (северо-запад плато Путорана)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	Ц	ГА	I/r	V	—	—	—	—	—
Cystoptoris montana (Lam.) Desv.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Gymnocarpium jessoense (Koidz) Koidz	АЗ	ГА	I/+, 2б	V	—	—	—	—	—
Dryopteris fragrans (L.) Schott	Ц	ГА	I/r–1	V	II/+, 1	V	III/r, +	—	IV
Botrychium lunaria (L.) Sw.	Ц	Б	—	—	I/r, +	V	—	—	—
Equisetum arvense L. s. l	Ц	Б	V/r–3	I	IV/+–4	II	I/+, 3	—	V
E. fluviatile L.	Ц	Б	II/r–2а	V	I/2а, 2б	V	—	—	—
E. palustre L.	Ц	Б	I/+	V	I/+, 1	V	—	—	—
E. pratense Ehrch.	Ц	Б	IV/r–4	II	IV/r–2б	II	I/r	—	V
E. scirpoides Michx.	Ц	Б	IV/r–1	IV	III/r, +	IV	I/+	—	V
E. variegatum Schleich.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum L. s. str.	Ц	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
L. annotinum L. subsp. *pungens* (Desv.) Hult.	Ц	ГА	II/r, +	V	I/r	V	—	—	—
L. clavatum L. s. str.	Ц	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
L. clavatum L. subsp. *monostachyon* (Grev. et Hook) Selander	Ц	ГА	II/r, +	V	I/r, +	V	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	Ц	АА	II/г, +	V	III/г–2б	IV	—	—	—
D. complanatum (L.)	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	Ц	А	I/+	V	I/г, +	V	I/г, +	I/г	V
H. selago (L.) Bernh. ex Schrenk et Mart.	Ц	Б	I/г	V	III/г, +	IV	—	—	—
Selaginella selaginoides (L.) Link	Ц	ГА	II/г, +	V	III/г, +	IV	—	—	—
Picea obovata Ledeb.	ЕА	Б	V/г–3	I	I/г	V	—	—	—
Larix sibirica Ledeb.	ЕА	Б	V/г–3	I	II/г, +	V	I/г	—	V
Juniperus sibirica Burgsd.	Ц	ГА	IV/г–2б	IV	IV/г–5	I	I/г	—	V
Sparganium huperboreum Laest.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Triglochin palustre L.	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Anthoxanthum odoratum L. subsp. *alpinum* (A. et D. Love) B. Jones et Meld.	ЕА	ГА	I/г, +	V	III/г–2а	IV	—	—	—
Hierochloe alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.	Ц	АА	III/г–1	IV	IV/г–2а	II	III/г, +	—	IV
H. odorata (L.) Beauv. subsp. *arctica* (C. Prsel) Tzvel.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Alopecurus aequalis Sobol.	Ц	Б	I/г	V	—	—	—	—	—
Phleum alpinum L.	Ц	ГА	—	—	I/г	V	—	—	—
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	Ц	МА	—	—	I/+	V	I/+	—	V
Agrostis clavata Trin.	АЗ	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
A. stolonifera L.	ЕА	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Calamagrostis holmii Lange	АЗ	МА	III/г–4	III	I/г, +	V	—	—	—
C. purpurea (Trin.) Trin. subsp. *langsdorffii* (Link) Tzvel.	Ц	Б	V/г–3	II	II/г–2а	V	—	—	—
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	Ц	ГА	III/г–2б	IV	—	—	—	—	—
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. s. str.	Ц	Б	II/+	V	I/+	V	—	—	—
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	АзА	А	—	—	II/+, 1	V	III/+, 1	I/г, +	III
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	АЗ	Б	II/г, +	V	—	—	—	—	—
Trisetum agrostideum (Laest.) Fries	АЗ	ГА	III/+–2а	V	I/+–2а	V	II/г, +	I/г, +	IV
T. mole (Michx.) Kunth	АзА	Б	I/+	V	IV/г–2а	II	I/г	—	V
T. sibiricum Rupr. subsp. *litoralis* (Rupr.) ex Roshev.	АЗ	А	I/+	V	I/+	V	I/+	—	V
T. spicatum (L.) Richt.	Ц	А	I/+	V	III/г, +	IV	II/+	—	IV
Poa arctica R. Br.	Ц	А	I/+	V	I/+	V	I/+	I/г, +	V
P. alpigena (Fr.) Lindm.	Ц	А	II/г, +	V	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Poa. alpina L.	Ц	АА	II/r, +	V	III/r–1	IV	III/+	I/+	IV
P. glauca Vahl	Ц	ГА	I/r, +	V	—	—	II/r, +	—	IV
P. nemoralis L. s. l.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
P. palustris L.	Ц	Б	II/r–2б	IV	II/+	V	III/r, +	—	IV
P. paucispicula Scribn. et Merr.	АО	МА	I/+	V	II/r, +	V	III/r, +	I/r, +	III
P. paratensis L.	Ц	Б	II/r, +	IV	III/r–3	IV	I/r, +	—	V
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	Ц	А	I/+	V	—	—	—	—	—
Puccinellia hauptiana V. Krecz.	АЗ	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
Festuca altaica Trin.	АЗ	ГА	III/r–1	IV	IV/r–3	II	V/r–4	—	II
F. brachyphylla Schult.	Ц	АА	I/r, +	V	—	—	III/r, +	—	IV
F. rubra L. s. str.	Ц	Б	II/r–2а	IV	V/r, +	II	III/+	—	IV
F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
F. viviparoidea Krajina et Pavlick	Ц	А	I/+	V	I/+	V	III/r, +	I/+	IV
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub. s. str.	АЗ	Б	I/+	V	II/r–2б	V	I/+	—	V
Elymus jacutensis (Drob.) Tzvel.	АЗ	Б	I/+, 1	V	—	—	—	—	—
E. kronokensis (Kom.) Tzvel.	ЕА	ГА	I/+	V	I/+	V	—	—	—
E. macrourus (Turcz.) Tzvel. s. str.	АЗ	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
E. macrourus (Turcz.) Tzvel. subsp. *turuchanensis* (Reverd.) Tzvel.	АЗ	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
E. mutabilis (Drob.) Tzvel.	АЗ	Б	I/+	V	I/+, 1	V	—	—	—
E. subfibrosus (Tzvel.) Tzvel.	АЗ	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
E. vassiljevii Gzer.	АЗ	А	I/+	V	—	—	—	—	—
Eriophorum angustifolium Honck.	Ц	Б	I/r, +	V	I/+–2б	V	—	—	—
E. brachyantherum Trautv. et Mey	Ц	ГА	I/r, +	V	—	—	—	—	—
E. medium Anderss.	Ц	ГА	—	—	I/+, 1	V	—	—	—
E. russeolum Fries s. str.	Ц	ГА	I/+, 1	V	I/+, 1	V	—	—	—
E. scheuchzeri Hoppe s. str.	Ц	АА	II/r–2а	IV	I/r, +	V	—	—	—
E. vaginatum L.	Ц	ГА	I/r, +	V	—	—	I/+	—	V
Baeothryon alpinum (L.) Egor.	Ц	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
Carex aquatilis Wahlenb. s. str.	Ц	Б	III/r–5	III	I/3	V	—	—	—
C. aquatilis Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult.	Ц	МА	I/r, +	V	—	—	—	—	—
C. appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kuk.	АЗ	Б	I/+, 2а	V	—	—	—	—	—
C. aterrima Hoppe	ЕА	ГА	II/r, +	V	III/r, +	IV	II/+, 2а	—	IV
C. bicolor Bell. ex All.	Ц	АА	I/r, +	V	—	—	—	—	—
C. canescens L.	Ц	Б	III/r–1	IV	I/+	V	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
C. capitata L.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
C. cespitosa L.	ЕА	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
C. dioica L.	ЕВ	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	АЗ	ГА	I/+	V	I/+	V	—	—	—
C. bigelowii Torr. ex Schwein. subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Love	ЕА	А	I/г, +	V	—	—	III/+–2а	—	III
C. fuliginosa Schkur subsp. *misandra* (R. Br.) Nyman	Ц	МА	—	—	—	—	—	I/+	V
C. glacialis Mackenz.	Ц	АА	I/+	V	—	—	—	—	—
C. globularis L.	ЕА	Б	I/г	V	—	—	—	—	—
C. holostoma Drej.	Ц	А	I/+	V	I/+	V	—	—	—
C. juncella (Fries) Th. Fries	ЕА	Б	III/г–4	III	I/г–1	V	I/г, +	—	V
C. lachenalii Schkuhr	Ц	АА	II/г, +	V	V/г–2а	II	II/г, +	—	IV
C. loliacea L.	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
C. magelanica Lam. subsp. *irrigua* (Wahlenb.) Hiit.	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
C. marina Dew.	АзА	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
C. media R. Br.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	АЗ	ГА	I/г	V	IV/г, +	III	II/г, +	I/+	IV
C. norvegica Retz.	Ц	ГА	I/г, +	V	—	—	—	—	—
C. parallela (Laest.) Sommerf. subsp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor	АЗ	Б	III/г–1	IV	I/+	V	I/г–2б	—	V
C. rhynchophysa C. A. Mey.	ЕА	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
C. rostrata Stokes	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
C. rotundata Wahlend.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
C. sabynensis Less. ex Kunth	АЗ	ГА	III/г–2а	IV	IV/г, +	III	—	—	—
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	АзА	ГА	I/г, +	V	I/+, 1	V	I/2а	—	V
C. tenuiflora Wahlend.	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
C. trautvettariana Kom.	АЗ	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
C. vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Juncus arcticus Willd.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
J. biglumis L.	Ц	АА	II/г, +	V	I/+, 1	V	II/+	—	IV
J. brachyspathus Maxim.	АЗ	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
J. filiformis L.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. subsp. *borealis* (Tolm.) V. Novikov	АО	ГА	III/г, +	V	—	—	—	—	—
J. nodulosus Wahlend.	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
J. triglumis L.	Ц	АА	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Luzula confusa Lindb.	Ц	АА	I/г, +	V	II/г, +	V	V/г, +	I/+	II

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Luzula multiflora (Retz.) Lej. subsp. *sibirica* V. Krecz.	АЗ	ГА	III/r, +	IV	V/r, +	II	III/r, +	—	IV
L. nivalis (Laest.) Spreng.	Ц	А	I/+	V	I/r, +	V	II/r, +	I/+	IV
L. parviflova (Ehrh.) Desv. s. str.	ЕА	ГА	IV/r, +	IV	I/r	V	I/r	—	V
L. wahlenbergii Rupr.	Ц	А	I/+	V	—	—	—	—	—
Tofieldia coccinea Rich.	АзА	АА	I/r, +	V	III/r, +	IV	I/r, +	—	V
T. pusilla (Michx.) Pers	Ц	ГА	I/r	V	I/+	V	—	—	—
Veratrum lobelianum Bernh.	ЕА	Б	IV/r—1	III	V/r—1	II	III/+, 1	I/+	IV
Allium schoenoprasum L.	Ц	Б	II/r—2a	IV	—	—	—	—	—
Salix abscondita Laksch.	АЗ	ГА	II/r, +	IV	—	—	—	—	—
S. alaxensis Cov.	АзА	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
S. boganidensis Trautv.	АЗ	ГА	II/+	V	I/r	V	—	—	—
S. dasyclados Wimm.	ЕА	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
S. glauca L.	Ц	ГА	V/r—3	I	IV/r—2a	II	II/r—2б	—	IV
S. hastata L.	ЕА	Б	III/r—3	III	II/r, +	V	—	—	—
S. jenisseensis (Fr. Schmidt) Floder.	ЕА	Б	II/r, +	V	II/r, +	V	I/r	—	V
S. lanata L. s. str.	ЕА	ГА	IV/r—5	II	IV/r—5	II	III/r—2б	I/+	II
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	АзА	ГА	—	—	—	—	I/+, 2a	—	V
S. lapponum L.	ЕВ	Б	II/r—2б	IV	—	—	—	—	—
S. phylicifolia L.	ЕВ	Б	V/r—4	I	III/r, +	IV	III/r—1	—	IV
S. polaris Wahlenb.	ЕА	МА	I/r—1	V	V/r—2a	II	V/+—5	I/+—3	II
S. pyrolifolia Ledeb.	ЕА	Б	I/+	V	I/r	V	—	—	—
S. pulchra Cham.	АЗ	ГА	—	—	I/r	V	I/+	—	V
S. reticulata L.	Ц	АА	I/+—2a	V	III/+, 1	IV	II/+	—	IV
S. rhamnifolia Pall.	АЗ	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
S. rosmarinifolila L.	ЕА	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
S. saxatilis Turcz. ex Lebed.	АЗ	ГА	II/r—2a	III	III/r, +	IV	I/+	—	V
S. taraikensis Kimura	АЗ	ГА	III/r, +	IV	I/r	V	—	—	—
S. viminalis L.	ЕА	Б	III/+, 1	V	I/r	V	—	—	—
Betula nana L. s. str.	ЕВ	ГА	IV/r—5	I	V/r—5	I	I/r—1	—	V
B. tortuosa Ledeb.	ЕВ	ГА	V/r—5	I	II/r, +	V	—	—	—
Alnus fruticosa Rupr. s. l.	АЗ	Б	V/r—5	I	IV/r—5	II	—	—	—
Oxyria digyna (L.) Hill	Ц	АА	II/+	V	III/r, +	IV	IV/r, +	—	II
Rumex acetosa L. subsp. *lapponicus* Hiit.	Ц	ГА	III/r, +	IV	III/r—2a	IV	—	—	—
R. aquaticus L. subsp. *protractus* (Rech. fill.) Rech. fil.	ЕА	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
R. arcticus Trautv.	АЗ	А	—	—	—	—	I/+	—	V
Polygonum humifusum Merk ex C. Koch	АзА	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Bistorta major S. F. Gray	ЕА	Б	III/r, +	IV	V/r, +	II	III/r—2a	I/+	II
B. vivipara (L.) S. F. Gray	Ц	АА	IV/r—1	III	IV/r, +	II	III/r, +	I/+	III
Koenigia islandica L.	Ц	АА	I/r, +	V	—	—	—	—	—

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Stellaria ciliatosepala Trautv.	АЗ	ГА	—	—	I/r, +	V	II/r, +	I/+	IV
S. crassifolia Ehrh.	Ц	Б	II/+	V	—	—	—	—	—
S. edwardsii R. Br.	Ц	А	I/r, +	V	I/+	V	—	—	—
S. fescheriana Ser.	АЗ	МА	I/+	V	I/+	V	II/r–1	I/+	IV
S. longifolia Muchl. ex Willd.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
S. media L.	Ц	Б	I/+, 1	V	—	—	—	—	—
S. palustris Retz.	ЕА	Б	II/r–1	IV	—	—	—	—	—
S. peduncularis Bunge.	АЗ	ГА	IV/r, +	III	II/r, +	V	—	—	—
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. s. str.	АзА	ГА	—	—	—	—	I/r, +	—	V
C. jenisejense Hult.	ЕА	ГА	III/+	IV	II/r–2a	V	—	—	—
C. regelii Ostenf.	Ц	А	—	—	I/+	V	II/r, +	I/r	IV
Sagina intermedia Fenzl	Ц	А	I/+	V	—	—	—	—	—
S. nodosa (L.) Fenzl	Ц	Б	II/r–1	V	—	—	—	—	—
S. saginoides (L.) Karst.	Ц	АА	I/r, +	V	I/+	V	—	—	—
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	АЗ	АА	I/r	V	I/+	V	III/+	—	IV
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	Ц	АА	I/r	V	II/r, +	V	I/+	—	V
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	АЗ	АА	—	—	III/r, +	IV	III/r, +	I/+	III
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	Ц	МА	I/r	V	I/+	V	—	—	—
M. verna (L.) Hiern	ЕА	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl.	Ц	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
Silene paucifolia Ledeb.	АЗ	А	I/+	V	II/+	V	III/r–1	I/+	IV
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhancz.	Ц	АА	I/r, +	V	III/r, +	IV	IV/r, +	I/r, +	II
Dianthus repens Wiild.	АЗ	ГА	I/r–1	V	II/r, +	V	II/r–1	—	IV
Caltha palustris L.	ЕА	Б	III/r–2a	IV	—	—	—	—	—
Trollius asiaticus L.	АЗ	Б	IV/r–2a	III	IV/r, +	III	II/r, +	I/+	IV
Actaea erythrocarpa Fisch.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
Atragene sibirica L.	ЕА	Б	II/+	V	II/r, +	V	I/+	—	V
Batrachium eradicatum (Laest.) Fries	АЗ	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Ranunculus glabriusculus Rupr.	ЕА	ГА	I/r–1	V	—	—	—	—	—
R. hyperboreus Rottb. s. l.	Ц	А	I/r, +	V	—	—	—	—	—
R. lapponicus L.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
R. monophyllus Ovcz.	ЕА	Б	I/r	V	I/+	V	—	—	—
R. nivalis L.	Ц	А	I/r, +	V	I/+, 1	V	III/+	—	IV
R. pygmaeus Wahlenb.	Ц	А	—	—	I/+	V	—	—	—
R. repens L.	ЕА	Б	I/r–2a	V	—	—	—	—	—
R. reptans L.	Ц	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
R. sulphureus C. J. Phipps	Ц	А	—	—	I/+	V	I/+	—	V
Thalictrum alpinum L.	Ц	АА	II/r–1	IV	III/r–2a	IV	I/+	I/r	V
T. minus L. s. l.	ЕА	Б	IV/r–4	III	II/+, 2б	V	—	—	—
Papaver nudicaule L. s. l.	АЗ	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
P. pulvinatum Tolm. s. str.	АЗ	А	I/r, +	V	I/r, +	V	III/r, +	I/r	III

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Papaver variegatum Tolm.	АЗ	ГА	I/г	V	I/г, +	V	I/г, +	—	V
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	АзА	МА	—	—	I/г	V	III/г, +	I/+	III
Barbarea orthoceras Ledeb.	АзА	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Rorippa palustris (L.) Bess.	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Descurainia sophioides (Fischer ex Hooker) O. E. Schulz.	АЗ	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Cardamine bellidifolia L.	Ц	АА	I/+	V	II/г, +	V	II/г, +	—	IV
C. macrophylla Wiild.	АЗ	Б	IV/г–4	III	II/+–4	IV	—	—	—
C. pratensis L. s. l.	Ц	Б	II/г, +	V	I/г	V	—	—	—
Arabis alpina L.	АО	АА	I/г, +	V	I/+	V	—	—	—
Cardaminopsis septentrionalis (N. Busch) O. E. Schulz	АЗ	А	II/г, +	V	II/+	V	III/+	I/г, +	III
Parrya nudicaulis (L.) Regel s. str.	АЗ	МА	—	—	I/+	V	—	—	—
Draba hirta L.	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
Capsela bursa-pastoris (L.) Medic.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
Rhodiola rosea L. s. l.	Ц	Б	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Saxifraga aestivalis Fisch. et C. A. Mey	АЗ	ГА	V/г–2б	II	IV/г–3	II	III/г–2а	I/г, +	II
S. cernua L.	Ц	АА	I/г, +	V	II/г–1	V	III/г, +	—	IV
S. cespitosa L.	Ц	АА	I/+	V	—	—	—	—	—
S. foliolosa R. Br.	Ц	АА	I/+	V	I/+	V	—	—	—
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	Ц	АА	I/г	V	—	—	—	—	—
S. hyperborea R. Br.	Ц	АА	I/г, +	V	—	—	III/г, +	—	III
S. nivalis L.	Ц	АА	—	—	I/г	V	III/г, +	I/г	IV
S. spinulosa Adams	АЗ	Б	II/г, +	V	III/г–1	IV	IV/г–1	I/+	II
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	Ц	АА	I/г, +	V	I/+	V	III/г, +	—	IV
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser.) Hult.	ЕА	Б	I/г–1	V	I/г, +	V	—	—	—
Parnassia palustris L. s. l.	Ц	Б	III/г–2а	III	II/+	V	I/+	—	V
Ribes triste Pall.	АзА	Б	III/г–1	IV	—	—	—	—	—
Sorbus sibirica Hedl.	АЗ	Б	II/г, +	V	I/+	V	—	—	—
Rubus arcticus L.	ЕА	Б	V/г–2б	II	I/+	V	—	—	—
R. chamaemorus L.	Ц	ГА	III/г–3	III	—	—	—	—	—
R. sachalinensis Levl.	АЗ	Б	II/г, +	V	—	—	—	—	—
Comarum palustre L.	Ц	Б	III/г–5	III	I/+	V	—	—	—
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	АЗ	Б	—	—	I/г	V	—	—	—
P. gelida C. A. Mey. subsp. *boreo-asiatica* Jurtz. et R. Kam.	АЗ	ГА	II/г, +	V	II/г–1	V	I/г–1	—	V
P. prostrata Rottb.	Ц	АА	—	—	III/+	IV	I/г, +	—	V
P. rubella Sorens.	АЗ	А	I/+	V	—	—	—	—	—
Siibbaldia procumbens L.	Ц	АА	—	—	I/г, +	V	—	—	—
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	АЗ	МА	—	—	I/г, +	V	IV/г–1	I/+–1	II
Dryas octopetala L. s. l.	ЕА	АА	I/г–1	V	V/г–2а	I	V/г–4	I/г–1	I

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350–400 м		> 350–400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Rosa acicularis Lindl.	Ц	Б	IV/r–3	III	I/r, +	V	—	—	—
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm.	Ц	А	II/r–1	IV	—	—	—	—	—
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz. s. str.	АЗ	А	I/+	V	—	—	—	—	—
O. nigrescens (Pall.) Fisch.	АЗ	МА	I/r, +	V	I/r, +	V	III/r–1	I/+	IV
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball	ЕА	МА	III/r–2б	IV	IV/r–2а	II	I/+–3	—	V
Geranium albiflorum Ledeb.	ЕА	ГА	IV/r–2б	III	V/r–3	II	II/r, +	I/+	IV
Calitriche palustre L.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	АЗ	ГА	V/r–5	I	IV/+–4	I	I/+–2б	I/+	V
Viola biflora L. s. str.	ЕА	ГА	IV/r–2а	III	IV/r–2а	II	II/+	—	V
Chamerion angustifolium (L.) Scop.	Ц	Б	IV/r–3	III	II/r–3	V	—	—	—
C. latifolium (L.) Th. Fries et Lange	АзА	ГА	IV/r–3	III	III/r–3	III	IV/+–3	—	I
Epilobium davuricum Fisch.	Ц	ГА	I/r	V	I/+	V	—	—	—
E. palustre L.	Ц	Б	II/r, +	V	—	—	—	—	—
Hippuris vulgaris L.	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
Pleurospermum uralense Hoffm.	АЗ	Б	II/+, 1	V	I/r, +	V	—	—	—
Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch.	АЗ	Б	IV/r–1	IV	II/r–1	V	—	—	—
A. sylvestris L.	ЕА	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
Pachypleurum alpinum Ledeb.	ЕА	АА	III/r, +	IV	V/r, +	II	V/r, +	I/+	II
Conioselium tataricum Hoffm.	ЕА	Б	—	—	I/+	V	—	—	—
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.	АЗ	ГА	I/r	V	I/r	V	I/+	—	V
Peucedanum salinum Pall. ex Spreng.	АЗ	Б	II/r–4	IV	I/r	V	—	—	—
Moneses uniflorum (L.) A. Gray	Ц	Б	I/+	V	—	—	—	—	—
Orthilia obtusata (Turcz.) Hara	Ц	Б	I/r, +	V	I/+	V	—	—	—
Pyrola rotundifolia L. s. l.	Ц	Б	IV/r–2а	III	III/r, +	IV	—	—	—
Ledum palustre L. s. l.	Ц	Б	IV/r–3	III	II/r, +	V	I/r, +	—	V
Cassiope tetragona (L.) D. Don	Ц	МА	I/r, +	V	IV/r–3	II	V/+–4	I/+	I
Andromeda polifolia L. s. l.	Ц	Б	II/+, 1	IV	—	—	I/+	—	V
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	Ц	Б	I/r, +	V	—	—	—	—	—
Arctous alpina (L.) Niedenzu	Ц	ГА	I/+–2а	V	I/+–2а	V	—	—	—
Vaccinium myrtillus L.	ЕА	Б	II/r–5	IV	II/+–4	V	—	—	—
V. uliginosum L. s. str.	Ц	Б	V/+–3	I	V/+–4	I	II/+–2а	—	IV
V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange	Ц	ГА	I/+	V	—	—	—	—	—
V. vitis-idaea L. s. l.	Ц	Б	V/r–3	I	IV/+	III	III/+, 1	—	II
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	Ц	ГА	II/r–1	IV	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Trientalis europaea L. s. l.	ЕА	Б	II/г–1	V	I/+	V	—	—	—
Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni	Ц	АА	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata L.	Ц	Б	I/2а	V	—	—	—	—	—
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	ЕА	А	I/+	V	—	—	—	—	—
P. boreale Adams	Ц	МА	I/г, +	V	I/+	V	—	—	—
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge s. str.	ЕА	АА	I/г	V	II/г, +	V	IV/г, +	I/г, +	II
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.	ЕА	АА	III/г, +	IV	III/г, +	IV	V/+, 1	I/+	II
M. palustris (L.) L.	Ц	Б	II/+	V	—	—	—	—	—
Dracocephalum nutans L.	ЕА	Б	I/+	V	II/г, +	V	III/г, +	—	III
Thymus reverdattoanus Serg.	АЗ	ГА	I/г, +	V	I/+	V	II/+, 1	—	IV
Veronica longifolia L.	ЕА	Б	II/г–2б	IV	I/г, +	V	—	—	—
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	АЗ	МА	II/г–2а	IV	V/г–2а	II	V/г–2а	I/+	II
Euphrasia hyperborea Joergens.	ЕА	ГА	II/+, 1	V	—	—	—	—	—
Pedicularis amoena Adam ex Stev.	АЗ	АА	—	—	I/+	V	I/г, +	—	V
P. dasyantha Hadac	ЕА	А	—	—	—	—	II/г, +	—	IV
P. incarnata L.	АЗ	Б	I/г	V	IV/г, +	IV	I/+	—	V
P. hyperborea Vved.	АЗ	А	I/г, +	V	—	—	—	—	—
P. interioroides (Hult.) A. Khokhr.	АзА	ГА	II/г–1	V	I/+	V	—	—	—
P. labradorica Wirsing	АзА	ГА	II/г, +	IV	I/+	V	—	—	—
P. lapponica L.	Ц	ГА	III/г–1	IV	III/г, +	IV	I/г, +	—	V
P. palustris L. s. str.	ЕВ	Б	I/+–2а	V	—	—	—	—	—
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	АЗ	Б	I/+	V	I/+	V	—	—	—
Pinguicula villosa L. s. l.	Ц	ГА	I/г, +	V	—	—	—	—	—
Galium boreale L.	Ц	Б	III/г–2а	IV	II/+–2б	V	—	—	—
G. uliginosum L.	ЕА	Б	II/г, +	IV	—	—	—	—	—
G. brandegei A. Gray	Ц	ГА	II/+	V	—	—	—	—	—
Linnaea borealis L. s. str.	ЕА	Б	III/+–2а	IV	—	—	—	—	—
Valeriana capitata Pall. ex Link	ЕА	ГА	I/г, +	V	II/г, +	V	III/г–1	I/г, +	III
Campanula rotundifolia L. s. l.	Ц	Б	II/г–2а	IV	IV/г–1	IV	I/г, +	—	V
Solidago dahurica Kitag.	АЗ	Б	IV/г–1	III	V/г–2б	I	II/+, 1	—	IV
Aster sibiricus L.	ЕА	Б	II/г, +	V	—	—	—	—	—
Erigeron elongatus Ledeb.	Ц	Б	II/г–1	V	I/г	V	—	—	—
E. eriocephalus J. Vahl	Ц	А	I/+	V	III/г, +	V	III/+	—	IV
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	ЕА	Б	II/г–1	V	IV/г–1	II	II/г, +	—	IV
A. villifera Boriss.	ЕА	МА	—	—	I/г	V	I/г, +	—	V
Ptarmica impatiens (L.) DC.	АЗ	Б	IV/г–2а	III	IV/г–2б	III	I/+	—	V

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Географическая группа		Высотный пояс						
			лесной		подгольцовый		гольцовый		
			от уреза воды до 350—400 м		> 350—400 до 600 м		> 600 до 800 м	>800 до 1000 м	Активность
	Д	Ш	Константность	Активность	Константность	Активность	Константность	Константность	
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	Ц	А	I/г–2а	V	—	—	—	—	—
Tanacetum boreale Fisch. ex DC	АЗ	Б	IV/г–2а	III	II/+–2б	V	—	—	—
Artemisia tilesii Ledeb.	АЗ	А	I/г, +	V	—	—	—	—	—
A. vulgaris L.	ЕА	Б	I/+, 2а	V	—	—	—	—	—
Petasites frigidus (L.) Fries	ЕА	Б	II/+, 1	IV	II/г–2б	V	I/+	—	V
P. glacialis (Ledeb.) Polunin	АЗ	А	—	—	I/+	V	I/+	I/г	V
P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall	АЗ	АА	—	—	I/+	V	III/+, 4	—	III
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	АЗ	ГА	III/г, +	IV	III/г, +	IV	II/г, +	—	IV
Tephroseris heterophylla (Fisch.) Konechn.	АЗ	АА	I/г	V	II/+	V	III/г, +	I/г, +	IV
Saussurea parviflora (Poir.) DC.	АЗ	Б	IV/г, +	III	IV/г–2а	II	III/+, 1	I/+	III
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	АЗ	А	—	—	I/г, +	V	III/г, +	I/+	III
Cirsium helenioides (L.) Hill	АЗ	Б	I/г–2б	V	I/г, +	V	—	—	—
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	ЕА	А	—	—	—	—	I/г	I/г	V
T. ceratophorum (Ledeb.)	Ц	ГА	II/г, +	V	—	—	I/г	—	V
T. glabrum DC.	АЗ	АА	I/г	V	II/г, +	V	III/г, +	—	IV
T. macilentum Dahlst.	АзА	ГА	I/г	V	—	—	—	—	—
Hieracium robustum Fries.	ЕА	Б	I/+	V	I/+,2а	V	—	—	—
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	АЗ	АА	—	—	I/г, +	V	III/г, +	I/г	III

Примечание. Д — долготный тип ареала: Ц — циркумполярные, АО — амфиокеанические, АзА — азиатско-американские, ЕА — евразийские, ЕВ — европейские, АЗ — азиатские. Ш — широтный тип ареала: А — арктические, МА — метаарктические, АА — арктоальпийские, ГА — гипоарктические, Б — бореальные. Римские цифры обозначают активность и константность (через косую черту указан диапазон обилия вида). Здесь и в табл. 2—6 прочерк — отсутствие видов.

Эти данные позволили более объективно дать оценку активности (Юрцев, 1968) видов сосудистых растений в ландшафтах каждого пояса. Использованы 5 основных ступеней активности: I — особо активные (диапазон константности и обилия: V/г–5, IV/г–5), II — высокоактивные: (V/г–5, IV/г–5, III/г–5), III — среднеактивные (III/г–5, IV/г–2б), IV — малоактивные (III/г–3, II/г–3, I/г–5), V — неактивные (I/г–3, II/г–3, III/г, +). Кроме константности учитывали среднюю величину обилия видов и частоту встречаемости в разных экотопических условиях, поэтому при одинаковых показателях константности активность видов могла быть разной.

Исследование проведено методом конкретных флор (Толмачев, 1932). Особое внимание уделено изучению всех элементов ландшафта и выявлению внутриландшафтной структуры флоры (Юрцев, 1982). Прежде такой методический подход к флористическим исследованиям на внутриландшафтном уровне разрабатывался и успешно применялся в условиях горных и равнинных территорий (Галанин, 1973, 1977; Марина, 1985, 1987, 1994; Хитун, 1989, 1991; Хитун, Ребристая, 1988), а в пределах плато Путорана применен впервые. В отличие от метода высотных профилей он имеет ряд преимуществ, позволяющих определить широту экологической амплитуды каждого вида, его активность и приуроченность.

Таксономический и географический анализы флоры выполнены в традициях отечественной флористики (Толмачев, 1932; Юрцев, 1968). Использованы следующие достаточно крупные географические фракции. Широтные (3): арктическая, включающая арктические, метаарктические и арктоальпийские элементы, — при анализе учитывался каждый из них, гипоарктическая, объединяющая гипоарктические и гипоарктомонтанные виды и борельная, объединяющая арктобореальные, арктобореально-монтанные, бореальные, бореально-монтанные и полизональные виды. Долготные (6): виды с циркумареалами (циркумполярные, космополитные); с амфиокеаническим распространением (восточноамериканско-европейские, восточносибирско-западноамериканские); с азиатско-американским (сибирско-американские, восточносибирско-американские); с евразийским (собственно евразийские, евразийско-западноамериканские, восточноевразийские, восточноевразийско-западноамериканские, евросибирские, восточноевропейско- сибирские); с европейским (европейские, европейско-западносибирские, восточноевропейские, восточноевропейско-западносибирские), с азиатским (сибирские, восточносибирские, восточноевропейско-азиатские). Все количественные характеристики в таксономическом анализе получены с учетом вида как счетной единицы. При географическом анализе в тех случаях, когда вид представлен 2 подвидами, все показатели отнесены к виду в широком смысле, (в табл. 1 географический элемент приведен для каждого подвида). Если вид представлен каким-то одним подвидом (с северным или восточным ареалами), учтено его распространение.

Для сравнения использованы данные по локальным флорам горных районов разных частей плато (Куваев и др., 1971; Водопьянова, Крогулевич, 1974; Андрулайтис и др., 1976; Куваев, Лазарев, 1981; Куваев, 1983; Кожевников, 1981, 1986; Ухачева, Кожевников, 1987; Заноха, 2002).

В списке сосудистых растений (табл. 1) семейства и роды расположены по системе Энглера, виды — по алфавиту. Названия видов приведены в основном по сводке Н. А. Секретаревой (2004) и частично по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) и «Флоре Сибири» (1988—1997). Гербарий (1800 листов) хранится в лаборатории геоботанических исследований Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера (ГНУНИИСХ КС), Норильск.

Результаты исследования

Флористическое богатство. Всего на изученной территории выявлено 314 видов (в т. ч. 9 видов представлены 2 подвидами, 23 вида — 1 подвидом), относящихся к 144 родам и 52 семействам, что составляет 45.2 % от общей флоры (659) всего плато Путорана.[2] По уровню видового богатства флора относится к гипоарктическим флорам, насчитывающим от 150 до 350 видов (Толмачев, 1974, 1986).

---

[2] К настоящему времени число видов флоры плато отлично от ранее известного (569) за счет появления новой информации после публикации монографии «Флора Путорана» (1976). Дополненный список составлен в соответствии с современной номенклатурой (Черепанов, 1995), с учетом некоторых корректировок, основанных на анализе фондовых материалов гербариев (Поспелова, Поспелов, 2007), и рассмотрен при одинаковом объеме таксонов и отнесении видов к тем или иным географическим группам. Не рассматривались таксоны, требующие переопределения и гибридогенные виды.

в списке (табл. 1) приведены 3 вида, которые прежде не приводились для плато: *Conioselium tataricum*, *Pedicularis hyperborea*, *Salix abscondita*, первый из которых отмечен и на территории Таймыра (Поспелова, Поспелов, 2007).

По видовому богатству изученную локальную флору можно отнести к числу богатых. Она богаче флор из более южных районов, где число видов варьирует от 216 до 252 и одного порядка с флорами окрестностей озер Капчук (319 видов) и Кета (317) из этой же части плато (табл. 2). Число семейств в 3 флорах северо-запада плато почти одинаково (52—55) и близко к общему показателю для всего плато (67). Число родов (144) в анализируемой флоре больше, чем известно для района оз. Капчук (135), и меньше, чем для оз. Кета (153). В целом по родам и семействам флоры упомянутых озер богаче, чем в других районах плато. Более высокие показатели таксономического богатства этих 3 флор можно объяснить наличием большого количества озер на северо-западе плато, что создает более благоприятную микроклиматическую обстановку в этой части плато по сравнению с его более континентальными центральным и восточным районами, а также общим низким гипсометрическим уровнем озер, хорошо развитым лесным поясом. Нельзя исключить и то, что это результат более интенсивного изучения: на оз. Капчук несколько лет в 1978—1984 гг. работал стационар Лаборатории экологии растительных сообществ Ботанического института им. В. Л. Комарова под руководством Б. Н. Норина, где флористическими исследованиями детально занимался Ю. П. Кожевников, в дальнейшем продолжив свою работу на оз. Кета.

Наиболее близкие и самые высокие систематические показатели на высотном профиле также у флор северо-западной части плато. Среди лесных поясов по числу семейств (52) и родов (140) лидирует флора оз. Кета, а по видовому богатству — оз. Лама (283), среди подгольцовых — оз. Собачье (по всем показателям), среди гольцовых по числу семейств (34) — оз. Собачье, родов (79) и видов (159) — оз. Богатырь.

На высотном профиле число видов закономерно уменьшается от 283 в лесном поясе до 189 в подгольцовом и 126 в гольцовом. Соответственно сокращается число родов (126, 105 и 72) и семейств (51, 40, 32) и число видов в семействах и родах.

Больше всего видов выявлено в пределах длинного шлейфа горы (243), немного меньше — на берегу озера и склоне горы (223 и 219 соответственно). Отчасти это можно объяснить большей протяженностью шлейфовой части (почти вдвое больше, чем склоновая и в 20—40 раз — чем береговая), хотя шлейф занимает промежуточное положение по числу экотопов между названными элементами.

Почти треть видов (97, или 30.9 %) равномерно встречаются по всему высотному профилю, среди них нет видов, приуроченных к какому-то одному элементу ландшафта. В центральном, южном и юго-западном секторах плато таких видов значительно меньшее (64, 28 и 7 соответственно), что, скорее, объясняется большей детальностью наших исследований, нежели действительными различиями в распределении видов в других районах. Видов, которые встречались бы во всех поясах на всей территории плато, не обнаружено.

В каждом из поясов есть виды, присутствующие только в нем: 121 в лесном, 9 — в подгольцовом, 6 — в гольцовом. Есть виды, произрастающие в смежных поясах: в лесном и подгольцовом их 66, что в 3.5 раза больше, чем в паре подгольцовый и гольцовый (17) пояса. Еще 7 видов есть в лесном и гольцовом поясах и отсутствуют в подгольцовом.

Известно, что экспозиция и крутизна горных склонов заметно влияют на прогревание и увлажнение поверхности (Станюкович, 1973), что как раз и определяет распределение видов и их богатство в разных экотопах. Однако в нашем случае

ТАБЛИЦА 2

Число видов ведущих семейств и родов в разных частях плато Путорана

Таксон	Плато Путорана	Юг		Юго-запад	Центр	Северо-запад				
		оз. Някшингда 275—1000 м.	оз. Тембенчи 384—900 м.	оз. Северное 200—900 м.	оз. Аян 400—1300 м.	оз. Богатырь 994—1612 м.	оз. Собачье 66—900 м.	оз. Кета 85—900 м.	оз. Капчук 50—1000 м.	оз. Лама 42—1000 м.
Ведущие семейства										
Poaceae	74	26	25	29	24	18	37	36	33	39
Cyperaceae	73	23	24	21	31	16	26	35	40	38
Asteraceae	57	20	17	22	19	11	24	27	27	25
Brassicaceae	43	8	4	7	20	14	13	16	17	12
Caryophyllaceae	37	11	12	12	15	16	17	21	20	23
Ranunculaceae	37	13	11	16	8	6	15	17	14	16
Rosaceae	32	18	15	14	14	9	14	18	19	13
Salicaceae	27	15	13	16	12	8	16	16	16	19
Scrophulariaceae	25	10	7	7	6	5	4	8	8	11
Fabaceae	22	1	2	3	8	3	6	5	5	4
Ведущие роды										
Carex	58	18	18	19	24	12	21	28	32	31
Salix	26	15	11	15	12	8	15	16	16	19
Pedicularis	20	7	5	4	5	4	2	5	6	8
Poa	18	5	5	8	6	6	10	6	10	8
Saxifraga	17	9	9	6	11	13	9	5	9	9
Draba	17	4	1	1	10	7	3	4	7	1
Ranunculus	16	5	4	8	7	2	8	5	8	9
Potentilla	12	4	4	2	6	6	4	6	5	4
Juncus	11	5	4	3	5	2	4	5	5	7
Stellaria	11	2	1	1	4	3	4	7	5	8
Итого:										
Семейств	67	48	44	47	47	32	46	55	53	52
Родов	227	122	109	129	109	79	134	153	135	144
Видов	659	252	216	251	245	159	273	317	319	314

влияние экспозиции склона в целом на видовое богатство оказалось очень слабым: флористически самые богатые (243 вида) южные склоны в лесном поясе богаче северных всего на 19 видов, в подгольцовом (166) — на 22, а в гольцовом на склонах обеих экспозиций произрастает по 105 видов.

Нет больших различий и в приуроченности видов к склонам определенной экспозиции. Очевидны они только в лесном поясе, где из 283 видов 52 встречены на склонах южной экспозиции и 22 — северной. В верхних поясах, с более суровыми условиями, таких видов было совсем мало: в подгольцовом — *Orthilia obtusata*, *Parrya nudicaulis*, *Potentilla arenosa* на северном и *Conioselium tataricum*, *Eriophorum medium*, *Phleum alpinum* на южном склонах; в гольцовом — *Rumex arcticus* на северном и *Cerastium beeringianum*, *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *Taraxacum arcticum* на южном.

Таксономический анализ. В локальной флоре 10 ведущих семейств объединяют 66.2 % от выявленного состава видов (табл. 3). Несмотря на расположение в северной тайге, эта величина выше 60 % даже в лесном поясе (64 %) и возрастает до 71 % в гольцовом. В результате по этому признаку данная локальная флора оказывается ближе к арктическим, нежели к бореальным, где эта цифра не превышает 60 %, в то время как в арктических она близка к 70 % (Толмачев, 1974). Спектр ведущих семейств типичен для северных азиатских горных флор (Малышев, 1976). Первые 5 позиций устойчиво (как во всей флоре, так и по поясам) занимают *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae* и *Salicaceae*, которые объединяют 45.9 % локальной флоры (по 45.2—48.4 % в каждом поясе). Эти цифры характерны для флор Арктической флористической области, где доля первых 5 семейств колеблется в пределах 45—52 % (Толмачев, 1974). Несколько варьирует лишь их положение относительно друг друга. От подножия до 800 м в составе 10 ведущих семейств остаются *Ranunculaceae* и *Scrophulariaceae*, в подгольцовом и гольцовом поясах в этой группе появляется *Saxifragaceae* и исчезают соответственно *Rosaceae* и *Brassicaceae*. На самой вершине подобный анализ становится невозможным, поскольку только о 3 семействах (*Poaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*), в которых остается по 6 видов, можно говорить как о многовидовых.

Семейства, представленные одним видом, во всей флоре составляют 44.2 %. На вертикальном профиле эта величина уменьшается от 43.1 % в лесном поясе до 35 и 34.4 % в подгольцовом и гольцовом, что противоречит известной закономерности возрастания доли одновидовых семейств как на широтно-зональном градиенте, так и на высотно-поясном. Доля одно- и двувидовых семейств в целом во флоре 51.9 % и лишь немного варьирует в пределах поясов: почти одинакова в лесном (51.0 %) и гольцовом (50.0 %) и чуть меньше в подгольцовом (47.5 %).

В локальной флоре на долю 11 ведущих родов приходится 37.3 %. Два самых богатых рода — *Carex* (31) и *Salix* (19) — значительно богаче остальных 9, которые между собой различаются всего на 3 вида (от 9 до 6). Оба рода наиболее богаты видами и во всех трех высотных поясах, а 3-е место в спектре устойчиво занимает род *Saxifraga*. С увеличением высоты усиливается позиция рода *Poa*. Для остальных родов какой-либо тенденции не прослеживается. Начиная с подгольцового пояса к числу многовидовых можно относить только 5 родов.

Почти 70 % родов во флоре представлено одним видом. Они преобладают и во всех поясах. На вертикальном профиле их доля увеличивается от 65.4 % в лесном и 67.9 % в подгольцовом поясах до 70.8 % в гольцовом, что вполне закономерно на широтном и высотном градиентах. В целом преобладание одновидовых родов характерно как для арктических, так и бореальных флор.

ТАБЛИЦА 3

Распределение числа видов ведущих семейств и родов по высотным поясам

Таксон	Общее число видов	Высотный пояс					
		лесной		подгольцовый		гольцовый	
		число видов	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов	место во флоре
Poaceae	39	36	**1—2**	22	**1**	18	**1**
Cyperaceae	38	36	**1—2**	16	**3**	10	**3—4**
Asteraceae	25	19	**3—4**	18	**2**	16	**2**
Caryophyllaceae	23	19	**3—4**	14	**4**	10	**3—4**
Salicaceae	19	18	**5**	13	**5**	8	**5**
Ranunculaceae	16	14	6	7	7—10	5	7—10
Rosaceae	13	9	9—10	10	6	4	11—12
Juncaceae	12	12	7	5	>12	5	7—10
Brassicaceae	12	10	8	7	7—10	3	>12
Scrophulariaceae	11	9	9—10	7	7—10	5	7—10
Saxifragaceae	10	9	9—10	7	7—10	6	6
Число видов в ведущих семействах	208	182		121		88	
Число одновидовых семейств	23	22		14		11	
Carex	31	30	**1**	12	**2**	9	**1**
Salix	19	18	**2**	13	**1**	8	**2**
Saxifraga	9	8	**3—4**	6	**3**	6	**3—4**
Ranunculus	9	7	**5—7**	4	7—11	2	>12
Poa	8	8	**3—4**	5	**4—6**	6	**3—4**
Stellaria	8	7	**5—7**	4	7—11	2	>12
Pedicularis	8	6	8—10	5	**4—6**	4	**5—8**
Juncus	7	7	**5—7**	1	>12	1	>12
Equisetum	6	6	8—10	5	**4—6**	2	9—12
Roegneria	6	6	8—10	2	>12	—	—
Eriophorum	6	5	11—12	4	7—11	1	>12
Число видов в ведущих родах	117	108		61		43	
Число одновидовых родов	101	89		72		51	

Примечание. Указано положение в пределах данной выборки, но не выше 12. Жирным шрифтом выделены первые 5 мест во флорах высотных поясов.

Географический анализ. Виды с циркумареалами (150, или 47.8 %) преобладают как в целом во флоре, так и во всех трех поясах (табл. 4). Второе место занимают виды с азиатским (77, 24.5 %) распространением, чья доля с увеличением высоты возрастает до почти равного участия с циркумполярными в гольцовом поясе. Третья по богатству долготная группа — виды с евразийским распространением (59, 18.8 %). Близкие соотношения долготных групп характерны как для флоры Путорана в целом, так и для отдельных его районов и высотных поясов, что говорит о гомогенности флоры плато по этому признаку.

Зональное положение территории на севере таежной зоны определило преобладание в локальной флоре видов бореальной группы (43.3 %), а горный ландшафт

ТАБЛИЦА 4

Распредение видов по географическим группам во флорах высотных поясов

Географическая группа	Локальная флора	Высотный пояс			
		лесной	подгольцовый	гольцовый	
		от уреза воды до 350—400 м	> 350—400 до 600 м	>600 до 800 м	>800 до 1000 м
Долготная					
Циркумполярная	150	138	79	50	13
Амфиокеаническая	4	4	3	1	1
Азиатско-американская	18	14	10	9	4
Евразийская	59	55	36	24	10
Европейская	6	6	3	2	—
Азиатская	77	66	58	40	19
Широтная					
Арктическая	95	73	68	62	34
в том числе:					
арктические	36	27	19	20	12
метаарктические	16	10	15	12	9
арктоальпийские	43	36	34	30	13
Гипоарктическая	83	78	52	34	8
Бореальная	136	132	69	30	5
Всего	314	283	189	126	

обусловил высокий процент (30.3 %) арктической при более низком (26.4 %) участии гипоарктической. Такое соотношение широтных групп свойственно флоре плато Путорана в целом и разных его частей, за исключением расположенных на более высоких гипсометрических уровнях озерах Богатырь и Аян, где доля видов арктической группы наибольшая (57.2 и 41.2 % соответственно).

Но в каждом из поясов это соотношение отлично от локальной флоры и различно между собой (рис. 5). В лесном поясе доля бореальной группы несколько выше (46.6 %), а гипоарктической (27.6 %) и арктической (25.8 %) — почти такая же, как во всей флоре. В подгольцовом поясе, климатически самом благоприятном для гипоарктических видов, их доля такая же, как и в лесном (27.5 %). Участие же бореальных и арктических одинаково (36.5 и 36.0 % соответственно), что косвенно свидетельствует о заметном сокращении числа первых и сохранении уровня видового богатства вторых. В гольцовом поясе при общем низком числе видов естественно увеличение доли видов арктической группы (до 49.2 %) и снижение бореальной (до 23.8 %). Доля же гипоарктических видов практически не меняется (27.0 %). Наиболее интересным в этих соотношениях является не то, что они изменяются на высотном профиле, а то, что в каждом поясе не просто присутствуют, а значительно представлены виды всех трех широтных групп, особенно арктических в лесном и бореальных в гольцовом. В связи с этим представляется важным рассмотреть распределение видов всех трех широтных групп по высокому градиенту.

Максимальное число бореальных видов (132) сосредоточено в лесном поясе, 69 заходят в подгольцовый и 30 в гольцовый. Особый интерес вызывают последние, среди них — 17 собственно бореальные (8 — растения преимущественно лесных сообществ, остальные кустарниковых, лугово-кустарниковых и береговых обнажений). Такие бореальные виды, как *Bistorta major*, *Trollius asiaticus*, *Saxifraga spinulosa*, *Saussurea parviflora*, *Veratrum lobelianum*, найдены даже на горных вер-

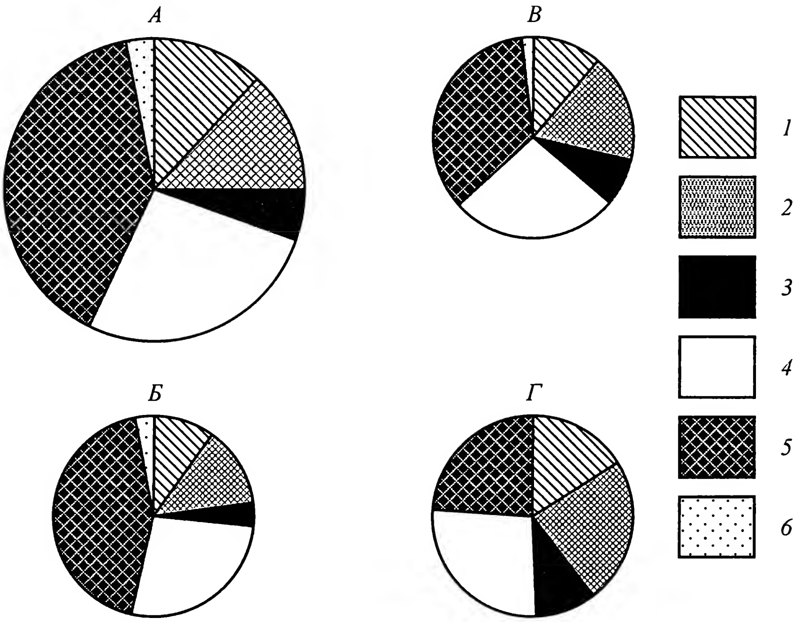


Рис. 5. Распределение видов по широтным группам по высотным поясам.

Флоры: *А* — локальная, *Б* — лесного пояса, *В* — подгольцового, *Г* — гольцового. Виды: *1* — арктические, *2* — арктоальпийские, *3* — метаарктические, *4* — гипоарктические, *5* — бореальные, *6* — полизональные.

шинах. Специфично поведение таких видов, как *Botrychium lunaria*, *Potentilla arenosa*, *Conioselium tataricum*, *Orthilia obtusata*, обнаруженных только в подгольцовом поясе, и *Andromeda polifolia* — в лесном и гольцовом. Полизональных видов вообще мало и встречаются они только в 2 нижних поясах (по 4—8).

Закономерно уменьшение числа гипоарктических видов от 78 в лесном поясе до 51 в подгольцовом и 34 в гольцовом. Среди последних на вершине горы отмечены *Carex melanocarpa*, *Geranium albiflorum*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix lanata*, *Saxifraga aestivalis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Trisetum agrostideum*, *Valeriana capitata*. Они также есть во всех поясах, кроме *Stellaria ciliatosepala*, отсутствующей в лесном.

Наиболее интересно распределение по вертикальному профилю видов арктической группы. Из 95 видов этой группы 40 видов встречается во всех поясах. В лесном поясе таких вдов 73 (табл. 4), что абсолютно даже больше, чем в гольцовом (62) и подгольцовом (68). Более того, 21 из них вообще встречены только в лесном поясе (табл. 5). Больше всего (13) среди них арктических видов (*Poa alpigena*, *Arctophila fulva*, *Elymus vassiljevii*, *Luzula wahlenbergii*, *Sagina intermedia*, *Ranunculus hyperboreus*, *Potentilla rubella*, *Oxytropis adamsiana*, *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis hyperborea*, *Tripleurospermum hookeri*, *Artemisia tilesii*), которые найдены в основном на берегу озера, хотя некоторые (*Poa alpigena*, *Ranunculus hyperboreus*, *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Pedicularis hyperborea*) — еще и на шлейфе, а *Potentilla rubella* и *Oxytropis adamsiana* — только на склоне. Вдвое меньше (7) арктоальпийских (*Carex bicolor*, *C. glacialis*, *Juncus triglumis*, *Koenigia islandica*, *Saxifraga cespitosa*, *S. hieracifolia*, *Comastoma tenellum*), но распределены они гораздо шире, нежели арктические. Метаарктические *Carex aquatilis* subsp. *stans* обычен на берегу озера. Более подробные сведения о распределении видов с арктическим распространением в лесном поясе можно найти в опубликованной ранее работе автора и Л. Л. Заноха (2006).

ТАБЛИЦА 5

Приуроченность видов разных широтных групп к высотным поясам

Широтная географическая группа	Л	Л + ПГ	ПГ	ПГ + Г	Г	Л + Г	По всему профилю
Арктическая в том числе:	21	10	3	15	4	1	40
арктические	13	2	1	5	3	1	11
метаарктические	1	3	1	4	1	—	7
арктоальпийские	7	5	1	6	—	2	22
Гипоарктичская	35	20	2	2	2	3	28
Бореальная	65	36	4	—	—	1	29
Итого	121	66	9	17	6	7	97

Примечание. Л — лесной пояс, ПГ — подгольцовый, Г — гольцовый.

Присутствие высокогорных видов в лесном поясе отмечалось и в южных горах Сибири в Восточном и Западном Саяне и Становом нагорье (Малышев, 1965; Водопьянова и др., 1972, Красноборов, 1976). В эту группу входят альпийские и арктоальпийские виды, присутствие которых помимо обычного (выше границы леса) еще и в несвойственном им поясе объясняли (Малышев, 1965) особенностями микроклиматических условий или присутствием подходящих (иногда «случайных») экотопов типа галечников, выходов известняков и др., по ряду признаков сходных с высокогорными (охлажденность почвы, каменистость субстрата, повышенная относительная влажность воздуха).

Захождение видов арктической группы в лесной пояс на плато Путорана отмечалось и ранее («Флора Путорана», 1976):

	Число видов	
	в том числе в лесном поясе	только в лесном поясе
Оз. Някшингда	25	8
Оз. Тембенчи	35	10
Оз. Северное	19	14
Оз. Аян	92	25
Оз. Собачье	46	8
Оз. Кета	46	14
Оз. Капчук	51	15
Оз. Лама	73	21

В разных его частях отмечено присутствие не только арктоальпийских, но и арктических видов, часть из которых не были найдены выше по высотному профилю и их распределение не ограничено какими-то особыми экотопами, а достаточно равномерно, в том числе и в лесных сообществах. Исключительная приуроченность видов в основном с арктическим распространением к «нехарактерному» для них лесному поясу в определенной мере связано с северным положением территории, однако для исчерпывающего объяснения их присутствия только в нижнем поясе требуются дальнейшие исследования.

По всему вертикальному профилю встречаются 97 видов (30.9 %), которые довольно равномерно распределены по всем широтным группам (табл. 6). Только

ТАБЛИЦА 6

Распределение видов широтных групп по ступеням активности (I—V) и высотным поясам

Широтная географическая группа	Высотный пояс														
	лесной					подгольцовый					гольцовый				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Арктическая в том числе:	—	—	2	8	63	1	8	—	11	48	2	9	12	23	16
арктические	—	—	—	1	26	—	—	—	1	18	—	—	5	8	7
метаарктические	—	—	1	2	7	—	4	—	—	11	1	3	2	2	4
арктоальпийские	—	—	1	5	30	1	4	—	10	19	1	6	5	13	5
Гипоарктическая	4	2	6	14	53	3	7	3	8	31	1	3	1	12	17
Бореальная	7	4	16	22	82	2	10	2	8	47	—	2	3	8	17

к лесному поясу приурочен 121 вид, половина из которых, естественно, виды бореальной группы, почти треть — гипоарктических, но довольно много для самого низкого уровня и арктических (21). Для подгольцового пояса специфичны 9 видов из всех широтных групп, а в гольцовом поясе их всего 6 при отсутствии бореальных. Имеются виды, встречающиеся в двух поясах, из которых наиболее интересны 7, так как в их распределении имеется дизъюнкция: бореальный вид *Andromeda polifolia*, гипоарктические *Poa glauca*, *Eriophorum vaginatum* и *Taraxacum ceratophorum*, арктический *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, арктоальпийские *Festuca brachyphylla* и *Saxifraga hyperborea*.

Активность. Во флоре всех поясов преобладают неактивные и низкоактивные виды (рис. 6). Наибольшее число (31) активных вдов (I, II ступень активности)

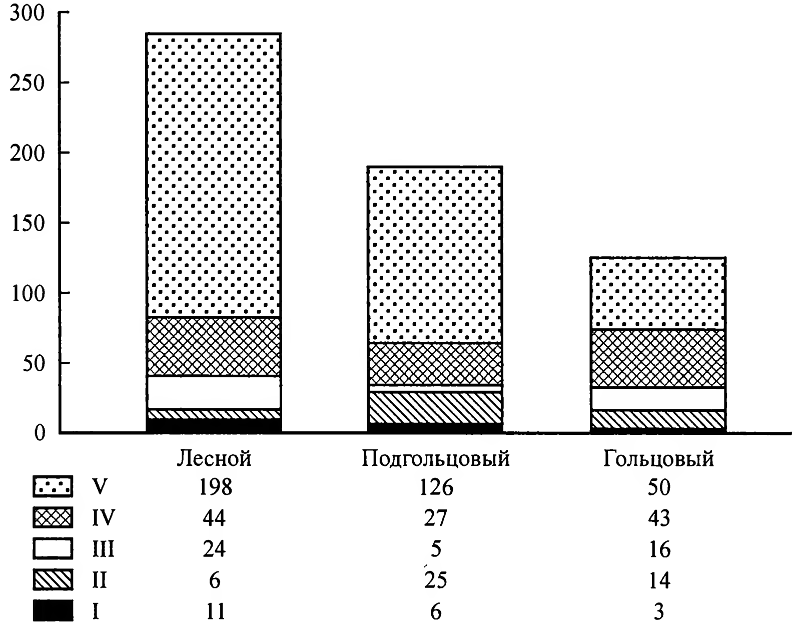


Рис. 6. Распределение видов с разными показателями активности по вертикальному профилю.

Ступени активности: I — особо активные виды, II — высокоактивные, III — среднеактивные, IV — малоактивные, V — неактивные.

сосредоточено в подгольцовом поясе, в гольцовом и лесном их по 17. К особо активным относятся 11 видов: *Equisetum arvense, Picea obovata, Larix sibirica, Salix glauca, Salix phylicifolia, Betula nana, B. tortuosa, Alnus fruticosa, Empetrum subholarcticum, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea*; к высокоактивным 6: *Equisetum pratense, Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorffii, Salix lanata, Saxifraga aestivalis, Rubus arcticus, Ledum palustre.*

К числу видов с высокими показателями активности в лесном и подгольцовом поясах относятся бореальные и гипоарктические, а в гольцовом — арктоальпийские и метаарктические. Среди типичных представителей бореальных видов наиболее обильны *Larix sibirica, Picea obovata, Salix phylicifolia, Carex juncella, Equisetum arvense, E. pratense*; среди гипоарктических *Betula nana, B. tortuosa, Empetrum subholarcticum, Salix lanata, Saxifraga aestivalis* и др.; среди арктоальпийских и метаарктических *Cassiope tetragona, Dryas octopetala, Eritrichium villosum, Gastrolychnis apetala, Lagotis glauca* subsp. *minor, Myosotis asiatica, Novosieversia glacialis, Oxyria digyna, Pachypleurum alpinum, Salix polaris.*

Заключение

Район исследований в сравнении с другими частями плато Путорана можно охарактеризовать как район с богатой флорой, которую следует отнести к гипоарктическим, для которых характерно примерно одинаковое соотношение бореальных, гипоарктических и арктических видов.

По общему составу, видовому богатству и соотношению географических элементов флора имеет общие черты, как с бореальными, так и с гипоарктическими и арктическими флорами, что связано с горным ландшафтом и положением плато Путорана вблизи границы между таежной и тундровой зонами. В целом локальная флора района исследования относится к северной азиатской горно-лесной флоре. Это подтверждается высоким числом как широко распространенных видов с циркумполярными и азиатскими ареалами, так и бореальных, а с увеличением высоты еще и арктических.

Высокое видовое богатство каждого пояса поддерживается за счет специфического элемента: бореального в лесном, бореального и арктического в подгольцовом и арктического в гольцовом. По мере продвижения вверх наблюдается общее обеднение флоры и увеличение доли арктической группы видов, постепенное изменение состава и структуры флоры.

Разнообразие элементов ландшафта и сближенность поясов обусловили довольно равномерное распределение сосудистых растений по всему высотному профилю: в разных поясах совместно произрастают арктические, гипоарктические и бореальные виды. Ни один из поясов не стал барьером на пути их продвижения независимо от направления. Специфично поведение арктической группы видов, нашедших подходящие местообитания по всему вертикальному профилю, что связано с их высокими адаптивными свойствами. На примере обнаружения этих видов в лесном поясе прослеживается независимость между требованиями этих видов растений к условиям местообитания и приуроченностью к высотным поясам. Немаловажную роль в этом играет небольшая вертикальная протяженность пояса в районе исследований и северное местоположение территории.

Благодарности

Автор выражает признательность своему научному руководителю Н. В. Матвеевой за идеи, советы и консультации при обработке материалов и подготовки рукописи, Л. Л. Занохе за обучение и содействие в проведении полевых исследований, В. В. Петровскому за помощь в определении гербарных сборов, В. В. Ларину (директору заповедника «Путоранский») и К. А. Лайшеву (директору ГНУНИИСХ КС) за организацию и финансирование полетов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49295) и гранта президента РФ для господдержки ведущих научных школ РФ НШ-5367.2006.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956. 127 с.

Андрулайтис С. Ю., Водопьянова Н. С., Иванова А. А. и др. Состав флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 40—62.

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1887. Т. 1—10.

Березовский В. А. Почвы // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 13—26.

Водопьянова Н. С., Иванова М. М., Крогулевич Р. Е. и др. Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, 1972. 272 с.

Водопьянова Н. С. Растительность юго-запада гор Путорана // Путоранская озерная провинция. Новосибирск, 1975. С. 122—140.

Водопьянова Н. С. Растительность Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 11—31.

Водопьянова Н. С., Крогулевич Р. Е. Гольцовая флора окрестностей озера Богатырь (плато Путорана, Заенисейский Север) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 883—894.

Галанин А. В. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ) // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1608—1618.

Галанин А. В. Анализ распределения растений по типам местообитаний (на примере района равнинно-горного ландшафта среднего течения р. Рау-Чуа Западной Чукотки) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1089—1101.

Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. 152 с.

Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей озера Собачье (Ы-Кюэль), плато Путорана (север Средней Сибири) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 25—45.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Камелин Р. В. Геоботаника и фитогеография: сфера взаимодействия и проблемы развития // Актуальные проблемы геоботаники. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 8—21.

Кожевников Ю. П. Список сосудистых растений северо-западной части плато Путорана, обнаруженных в 1977—1978 годах // Эколо-флористические исследования на р. Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана. М., 1981. Ч. 2. С. 51—96. Деп. в ВИНИТИ 26.06.81, № 5657-81.

Кожевников Ю. П. Флористические комплексы горных поясов северо-запада плато Путорана // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 45—77.

Краснобородов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 378 с.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980. 296 с.

Куваев В. Б. О флоре и растительности бассейна озера Нижнее Тембенчи (Путорана, север Средней Сибири) // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М., 1983. С. 135—157.

Куваев В. Б., Водопьянова Н. С., Андрулайтис С. Ю. К флоре бассейна оз. Някшингда (юг Путорана) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 2. С. 230—245.

Куваев В. Б., Лазарев А. М. Флора бассейна озера Северное на юго-западе гор Путорана (север Средней Сибири) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 943—957.

Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. 368 с.

Малышева Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163—186.

Марина Л. В. Сравнительный анализ экотопологической структуры флор речных бассейнов (Восточный Алтай) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1658—1664.

Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопической структуры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Матер. II рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987. С. 107—117.

Марина Л. В. Экотопологическая структура флоры Висимского заповедника (Средний Урал) // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Матер. III рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Кунгур, 1988. СПб., 1994. С. 192—209.

Махаева Л. В. Очерк растительности окрестностей озер Глубокое и Кета (северо-запад гор Путорана и прилегающая низменность) // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск, 1976. С. 58—67.

Мироненко О. Н. Растительность юго-восточного сектора гор Путорана // Путоранская озерная провинция. Новосибирск, 1975. С. 141—159.

Мироненко О. Н., Петровский В. В., Юрцев Б. А. К познанию флоры центральной части плато Путорана (Средне-Сибирское плоскогорье) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 7. С. 982—988.

Норин Б. Н., Китсинг Л. И. Формирование растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX симпозиума. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 38.

Норин Б. Н., Китсинг Л. И. Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 15—25.

Пармузин Ю. П. Инверсия лесной растительности в горах Путорана // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 9. С. 1303—1307.

Пармузин Ю. П. Ландшафтные исследования гор Путорана в палеогеографических целях // Методы географических исследований. М., 1960. С. 304—315.

Поспелвоа Е. Б. Флора северо-восточной периферии плато Путорана // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Матер. Всерос. конф. Сыктывкар, 2006. С. 85—86.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. I. Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М., 2007. 457 с.

Почвенно-географическое районирование СССР. М., 1962. 422 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в западносибирской Арктике (п-ов Ямал) // Теоретическое и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 67—90.

Рябчиков А. М. Структура высотной зональности ландшафтов суши // Вестн. Московского ун-та. М., 1968. Сер. 5. № 6. С. 35—43.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

Соколов И. А. Геохимия автономного ортоэлювиального почвообразования и выветривания в тундролесной зоне плато Путорана // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск, 1976 г. С. 129—153.

Справочник по климату *СССР*. Красноярский край и Тувинская АССР. Л., 1967. Вып. 21. 230 с.

Станюкович К. В. Растительность высокогорий СССР. Душанбе, 1973. 309 с.

Толмачева А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. I // Тр. Полярной комиссии. Л., 1932. Вып. 8. С. 1—126.

Толмачева А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 224 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Ухачева В. Н., Кожевников Ю. П. Выявление флористических поясов в горных районах (на примере юго-западной части плато Путорана) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 753—761.

Ухачева В. Н., Кожевников Ю. П. Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 589—598.

Флора Путорана. Новосибирск, 1976. 246 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1988—1997. Т. 1—13.

Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Хитун О. В. Анализ парциальных флор экотопов в двух локальных флорах на Тазовском полуострове // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Матер. III рабоч. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1987). Л., 1991. С. 218—251.

Хитун О. В., Ребристая О. В. Растительность и экотопологическая структура флоры окрестностей мыса Хонорасале (арктические тундры Гыданского полуострова) // Бот. журн. 1988. Т. 83. № 12. С. 21—37.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 13—28.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики // Пермь, 1991. 80 с.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Янченко З. А., Заноха Л. Л. Арктические и арктоальпийские виды в лесном поясе на северо-западе плато Путорана в окрестностях оз. Лама (Среднесибирское плоскогорье) // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Матер. Всерос. конф. Сыктывкар, 2006. С. 128—129.

SUMMARY

314 vascular plant species (including 9 species represented by 2 subspecies and 23 species only by northern subspecies) belonging to 144 genera and 52 families have been found in the Mikchangda and Lamskie mountains in the vicinity of the Lama Lake (Putorana Plateau). The distribution of species as well as their ecology and coenotical range along the altitudinal gradient from forest belt up to goltsy (=alpine tundra belt above the timberline in Siberia) are characterized. The studied flora shows similarity in the species composition and geographical element spectra with both boreal and arctic floras. This is related to the transitional position of the area at the boundary between forest and tundra zones. The species with low activity in landscape predominate in the flora of all the belts. 97 species belonging to all latitudinal elements (polyzonal, boreal, hypoarctic and arctic (in broad sense)) are distributed along the whole gradient. The noteworthy fact is that 21 arctic, metaarctic and arctic-alpine species (13, 1 and 7 respectively), that are suggested to occur above the timberline, have been found only in the forest belt.

УДК 581.52 : 581.55 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 7

© В. С. Ипатов

ЭДИФИКАТОРНАЯ РОЛЬ *URTICA DIOICA (URTICACEAE)*, *AEGOPODIUM PODAGRARIA (APIACEAE)* И *CENTAUREA JACEA (ASTERACEAE)* В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

V. S. IPATOV. THE ECOLOGICAL ROLE OF *URTICA DIOICA* (*URTICACEAE*), *AEGOPODIUM PODAGRARIA* (*APIACEAE*) AND *CENTAUREA JACEA* (*ASTERACEAE*) IN MEADOW COMMUNITIES

Санкт-Петербургский государственный университет
199034, С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./Факс (812) 328-14-72
E-mail: vsipatov@mail.ru
Поступила 08.12.2008

Показано влияние 3 трав-эдифакаторов на структуру лугового сообщества. Основным фактором влияния является трансформация эдификаторами светового потока.
Ключевые слова: эдификатор, луговое сообщество.

Исследование выполнено по проблеме изучения влияния видов-эдификаторов на пространственную и функциональную структуру растительных сообществ.

Термин и понятие эдификатор были впервые предложены в 1924 г. Г. И. Поплавской. Она выделила две группы фитоценотипов эдификаторы и ассектаторы. Мы (Ипатов, Кирикова, 1997) среди эдификаторов выделяли также группу ассектаторов-эдификаторов. Эдификаторы — виды «созидатели», «строители» сообществ, растения с сильно выраженной средообразующей способностью, определяющие строение и, в известной степени, видовой состав фитоценоза, ассектаторы — подчиненные виды, относительно слабо влияющие на формирование структуры сообщества, ассектаторы-эдификаторы — это виды, находящиеся под влиянием эдификаторов, но и сами существенно влияющие на состояние подчиненных им видов. Трансформация среды растениями эдификаторами создает биотоп, который наряду с экотопом (совокупностью факторов среды, неизменяемых растениями) определяет пространственную и функциональную структуру растительного сообщества. Отмечу, что состояние эдификаторов в отличие от ассектаторов зависит в основном от экотопа, а не от ассектаторов. Сила влияния эдификатора определяется его размерами, продолжительностью воздействия и особенно ярко проявляется в случае образования сомкнутых синузий. Мы исходим из того, что эдификаторы: 1) формируя биотоп, осуществляют в фитоценозе биотопический отбор из видов, толерантных к данному экотопу и адаптированных к биотопу; 2) влияют на соотношение обилий видов-ассектаторов; 3) влияют на взаимодействие видов; 4) формируя разные по плотности синузии, с разной интенсивностью преобразуют экотоп; 5) неоднородно влияя на среду, создают мозаику растительности в своем фитогенном поле; 6) определяют жизненное состояние видов-ассектаторов. Влияние различных древесных пород-эдификаторов на среду достаточно полно изучено и показано не только в многочисленных статьях, но и в учебниках по лесоведению. Характеристика напочвенного покрова (кустарничкового, травяного и мохово-лишайникового) под разными древесными породами и в разных экотопах приводится во множестве статей и монографий, посвященных описанию и классификации фитоценозов отдельных формаций, ландшафтов и регионов. Однако почти всегда влияние древесных пород на среду и нижние ярусы (ассектаторы) в итоге рассматривается в среднем для фитоценоза, предполагая фитоценоз однородным, тогда как реально имеет место практически всегда дифференциация (разнородность) в пределах фитоценозов. Что касается роли эдификаторов-трав, то таких работ единицы (Злобин, 1961; Уранов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978; Галанин, 1980; Самойлов, 1980; Самойлов, Тархова, 1989; Лебедева, Тиходеева, 2003; Мирин, 2003, 2003а; Ипатов и др., 2007).

Материалы и методика

Настоящее исследование проведено на более чем 30-летней залежи после выращивания картофеля со сформировавшимся луговым травостоем. Почва во всех частях луга дерновая супесчаная, но с разной мощностью (от 20 до 40 см) горизонта А, и различающимся по механическому составу горизонтом В: от плотного песка до рыхлого грубого песка с включением гальки. Мощный горизонт А, по-видимому, свидетельствует о длительном использовании земли под огородные культуры и картофель с традиционным внесением навоза. Если оценивать богатство и увлажнение корнеобитаемого слоя по шкалам Д. Н. Цыганова (1976), то условия для растений практически одинаковы на разных участках луга (табл. 1—3). Однако думаю, что там, где горизонт В представлен грубым песком с галькой, аэрация почвы выше (а это — синузии крапивы и примыкающий к ним «фон»). Представление о характере растительности можно получить по табл. 1—3. На лугу местами представлены сомкнутые синузии *Urtica dioica,*[1] *Aegopodium podagraria, Centaurea jacea.* Первые 2 вида, возможно, отражают огородное прошлое луга.

---

[1] Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика участков на «фоне» (I) и с синузией *Urtica dioica* (II)

Показатель	I	II	η^2
Диаметр синузии, м		2—1.5	
Высота средняя, см	60	100	
Проективное покрытие (ПП) общее	95	100	
ПП *Urtica dioica*	0	95	
ПП после удаления *Urtica dioica*	95	35	0.99
ПП подстилки (ветошь)	100	100	
ПП мхов	0	0	
Вес травостоя, кг/м^2	3.39	3.21	
Вес *Urtica dioica*	0	2.33 (73 %)	
Вес *Anthriscus sylvestris*	1.02 (30 %)	0.66 (20 %)	0.73
Вес разнотравья	1.27 (37 %)	0.05 (1 %)	0.99
Вес злаков	1.11 (33 %)	0.09 (3 %)	0.99
Anthriscus sylvestris	н-с	н-нс	
Dactylis glomerata	р	нс	
Phleum pratense	р	р	
Poa pratensis	р	р	
Ranunculus polyanthemos	о-р	р	
Taraxacum officinale	н-нс	р	
Veronica chamaedrys	о-р	о-р	
Achillea millefolium	о-р		
Alchemilla sp.	о-р		
Cirsium arvense	о-р		
Deschampsia cespitosa	о-р		
Galium album	о-р		
Geum urbanum	о-р		
Festuca pratensis	р-р		
Rumex crispus	о-р		
Stellaria graminea	о-р		
Vicia cracca	о-р		
Aegopodium podagraria		р	
Urtica dioica		г	
Всего видов: 19			
Число видов на участке	17	9	0.39
Число общих видов: 7 (37 %)			
Увлажнение	11.7	11.3	
Богатство	7.6	7.8	
Свет	1.7	2	
Только на «фоне»:			
Увлажнение	12.3		
Богатство	7.3		
Свет	1.57		
Механический состав горизонта В	Грубый песок с галькой		

Примечание. В табл. 1—4: р — рассеянно, н — наполнитель, с — согосподствующий, г — господствующий, р-н, н-с, н-нс, с-г, о-р — промежуточные оценки.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика участков на «фоне» (I) и с синузией *Aegopodium podagraria* (II)

Показатель	I	II	η^2
Диаметр синузии, м		4—10	
Высота средняя, см	60	110	
Проективное покрытие (ПП) общее	95	95	
ПП *Aegopodium podagraria*	1	95	
ПП после удаления *Aegopodium podagraria*	95	50	0.93
ПП подстилки (ветошь)	25	55	
ПП мхов	50	30	
Вес травостоя, кг/м^2	1.24	1.65	
Вес *Aegopodium podagraria*	0	1.08 (65 %)	
Вес разнотравья	0.68 (55 %)	0.39 (24 %)	0.54
Вес злаков	0.56 (45 %)	0.18 (11 %)	0.98
Aegopodium podagraria	р	г	
Anthriscus sylvestris	р	о-р	
Dactylis glomerata	нс	р	
Festuca pratensis	н	р	
Poa pratensis	р-рн	р	
Ranunculus polyanthemos	р	р	
Taraxacum officinale	рн-н	р-рн	
Urtica dioica	р	р-нс	
Veronica chamaedrys	о-рн	р-рн	
Alchemilla sp.	о-рн		
Centaurea phrygia	о-р		
Cirsium arvense	о-р		
Equisetum arvense	о-р		
Rumex acetosa	о-р		
Trifolium pratense	о-р		
Stellaria graminea	о-р		
Vicia cracca	о-р		
Всего видов: 17			
Число видов на участке	17	9	0.31
Число общих видов: 9 (53 %)			
Увлажнение	11.8	11.8	
Богатство	7.4		
Свет	1.9	2	
Только на «фоне»:			
Увлажнение	11.9		
Богатство	7.4		
Свет	1.7		
Механический состав горизонта В	Рыхлый песок		

В пределах этих синузий и на прилегающем к ним «фоне» были проведены описания растительности на 10 площадках размером 0.5 × 0.5 м в каждой из них. Задачей исследования было выявление влияния синузий *Urtica dioica, Aegopodium podagraria* и *Centaurea jacea* на остальные виды. Такая возможность обеспечивается тем, что эти виды и соответствующий им «фон» находятся в одном и том же экотопе: одно и то же положение в рельефе, одна и та же почва, экологические оценки (увлажнения и богатства, определенные по видам) одинаковы (табл. 1—3). Это позволяет обнаруживаемые различия (синузия—фон) объяснить влиянием исследуемых эдификаторов.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика участков на «фоне» (I) и с синузией *Centaurea jacea* (II)

Показатель	I	II	η^2
Диаметр синузии, м		5—7	
Высота средняя, см	95	110	
Проективное покрытие (ПП) общее	95	95	
ПП *Centaurea jacea*	0	80	
ПП после удаления *Centaurea jacea*	95	60	0.98
ПП подстилки (ветошь)	25	30	
ПП мхов	75	55	
Вес травостоя, кг/м^2	1.55	1.88	
Вес *Centaurea jacea*	0	0.83 (44 %)	
Вес разнотравья	0.99 (64 %)	0.68 (36 %)	0.53
Вес злаков	0.56 (36 %)	0.37 (20 %)	0.31
Achillea millefolium	р-рн	р	
Alchemilla sp.	р-нс	р-н	
Anthriscus sylvestris	р-рн	р	
Centaurea jacea	р	г	
Dactylis glomerata	с	нс	
Galium album	н-нс	р	
Phleum pratense	нс	нс	
Ranunculus polyanthemos	р	р	
Stellaria graminea	о-р	о-р	
Taraxacum officinale	н	н	
Veronica chamaedrys	о-р	р	
Vicia cracca	о-р	р	
Agrostis tenuis	о-р		
Centaurea phrygia	о-р		
Festuca pratensis	р		
Lathyrus pratensis	о-р		
Poa pratensis	р		
Trifolium pratense	о-р		
Aegopodium podagraria		о-нс	
Geranium sylvaticum		о-р	
Hypericum perforatum		р	
Urtica dioica		р	
Всего видов: 22			
Число видов на участке	18	15	Недостаточное
Число общих видов: 12 (55%)			
Увлажнение	11.6	11.4	
Богатство	7.4	7.4	
Свет	1.88	2.1	
Только на «фоне»:			
Увлажнение	11.7		
Богатство	6.9		
Свет	1.86		
Механический состав горизонта В	Плотный песок		

ТАБЛИЦА 4

Шкала оценки участия видов в растительном покрове

Показатель	Оценка обилия							
Господство	+	р	р-н	н	н-с	с	с-г	г
Среднее относительное покрытие	1	2	5	19	33	50	66	83
Амплитуда относительного покрытия	До 1	2—3	4—11	12—25	26—41	42—57	58—74	75 и больше
Ранг (а)	1	2	3	4	5	6	7	8

Примечание. Относительное проективное покрытие — проективное покрытие вида в % от общего проективного покрытия. + — отдельные особи.

Были оценены следующие параметры: диаметр синузий; высота травостоя; проективное покрытие (общее, вида кандидата в эдификаторы, травостоя после удаления растений вида эдификатора, подстилки, мхов); сырой вес травостоя в целом (кг/м^2); эдификатора (кг/м^2); злаков (кг/м^2); разнотравья без эдификатора (кг/м^2). Участие видов в травостое оценивалось по шкалам, представленным в табл. 4 (Ипатов, 1998). На практике глазомерная оценка производится следующим образом. Если проективное покрытие вида составляет более 2/3 общего проективного покрытия, вид считается господствующим (г); от 1/3 до 2/3 — согосподствующим (с); от 5 % до 1/3 — наполнителем (н), до 5 % — редким (р). Когда возникает сомнение, относить ли вид к высшему или низшему классу, дается промежуточная оценка (р-н, н-с, с-г). Наш опыт применения таких оценок показал, что они удобны. Более того, нами было установлено (Ипатов и др., 1966), что вероятность несовпадения оценок на площадках 0.1 м^2 у разных авторов составляет для травяно-кустарничкового покрова 6 %, для мохового — 8 %. При этом несовпадения заключались в отнесении оценок к соседним классам. Учитывая большую субъективность оценивания проективного покрытия, такие результаты можно считать вполне приемлемыми.

Результаты

Рассмотрим, как влияют эдификаторы на параметры растительности. Отмечу, что сравнивались участки с максимально возможным проективным покрытием для каждого эдификатора и с отсутствием его. При этом проективное покрытие василька оказалось меньшим (80 %) по сравнению с крапивой и снытью (95 %), поэтому можно было ожидать несколько более слабого влияния его на сопутствующие виды.

Влияние эдификатора на проективное покрытие сопутствующих видов оценено значением корреляционного отношения — η^2 (Плохинский, 1961). Оно оказалось предельно большим: 0.93—0.99. Это означает, что варьирование проективного покрытия, вызванное эдификатором, составляет 93—99 %. Столь же велика сила влияния крапивы и сныти на вес подземной массы злаков и разнотравья, несколько меньше, но тоже существенно — и василька. Это объясняется тем, что вес тесно связан с проективным покрытием (Ипатов, 1962). С общим весом травостоя явно коррелирует проективное покрытие ветоши. Интересно, что вес надземной массы на участке с крапивой и ее «фоне» вдвое больше, чем на участках с двумя другими эдификаторами. По-видимому, это свидетельствует о большем плодородии экотопа на участке с крапивой и ее «фоне», хотя оценка по шкалам Цыганова не показала различия. Столь же радикально влияют эдификаторы на структуру видового состава. Под синузиями крапивы и сныти сокращается в 2 раза число видов по сравнению с «фоном». Значительно меньше — под васильком. Исчезают виды, принимающие незначительное участие в травостое на «фоне». Виды, играющие заметную роль на «фоне», как правило, снижают свое участие. Лишь 2 вида (*Urtica dioica* и *Dactylis glomerata*) увеличили свое участие. Такая реакция сопутствующих видов может быть квалифицирована (Ипатов, Кирикова, 2000) как изживание-элиминация (исчезновение видов) и изживание-ограничение (снижение участия в травостое).

Таким образом, эдификаторная роль исследованных 3 видов несомненна. Какой же экологический фактор, трансформируемый ими, играет решающую роль? Очевидно, это — свет. Высокий уровень проективного покрытия приводит к дефициту света для сопутствующих видов. Косвенно на это указывает и оценка требовательности к свету по шкале Д. Н. Цыганова при сравнении видов, встречающихся только на «фоне» и под синузиями эдификаторов. Растения, находящиеся под пологом эдификаторов, получают крайне малое световое довольствие, которое обеспечивает критически низкую продуктивность фитоценоза, не позволяющую в полной мере им развиваться. Несомненно, сюда попадают и семена видов, растущих на данном лугу, но слабая освещенность также препятствует развитию проростков.

Благодарности

Работа выполнена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галанин А. В. Влияние фитогенного поля на распределение растений // Экология. 1980. № 6. С. 76—78.

Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей некоторых плотнодерновинных злаков // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 79—89.

Злобин Ю. А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 414—419.

Ипатов В. С. О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 991—992.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 94 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология, 1997. 316 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 92—100.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121—1126.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Майор И. А. Влияние *Filipendula ulmaria* на сопутствующие виды в луговых сообществах // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1046—1053.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного // Вест. СПбГУ. 2003. Сер. 3. Биология. Вып. 1. № 3. С. 30—47.

Мирин Д. М. Влияние синузии крупных папоротников на другие компоненты живого напочвенного покрова // Вест. СПбГУ. 2003. Сер. 3. Биология. Вып. 2. № 11. С. 40—45.

Мирин Д. М. Влияние доминирующего вида сфагнового мха на развитие травяного яруса // Вест. СПбГУ. 2003а. Сер. 3. Биология. Вып. 2. № 11. С. 46—47.

Поплавская Г. Н. Опыт фитоценотического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова // Журн. русск. ботан. о-ва. 1924. № 9. С. 25—39.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina (Poaceae)* на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255—265.

Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Динамика взаимодействия *Arctostaphylos uva-ursi* (*Ericaceae*) с мохово-лишайниковым ярусом в сосновом лесу // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1279—1290.

Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata L.* // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1974. Т. 79. Вып. 5. С. 151—159.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 60 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The ecological role of three edificatory herbs (*Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria* and *Centaurea jacea*) in plant communities in investigated. It is shown that in close sinusia of these herbs, the main parameters of plant community (i. e. variety of species, their projective cover and epiterranean biomass) almost completely depend on light absorption by the edificatiors.

УДК 581.526.426.3 (471.501) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 7

© С. В. Дегтева, Ю. А. Дубровский, Т. П. Шубина

ЦЕНОТИЧЕСКОЕ И ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БЕРЕЗОВЫХ КРИВОЛЕСИЙ И РЕДКОЛЕСИЙ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

S. V. DEGTEVA, Yu. A. DUBROVSKY, T. P. SHUBINA. COENOTIC AND FLORISTIC DIVERSITY OF MOUNTAIN BIRCH FORESTS AND LIGHT FORESTS IN THE NORTHERN PART OF PECHORO-ILYCHSKY NATURE RESERVE

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс 8 (8212) 24-01-63
E-mail: degteva@ib.komisc.ru
Поступила 21.07.2008

С использованием эколого-фитоценотического подхода выполнена классификация березовых редколесий и криволесий Северного Урала, встречающихся в подгольцовом поясе хребтов Щука-ель-из, Макар-из, Турын-я-нер, расположенных на территории Печоро-Илычского биосферного заповедника. Выделено 6 типов сообществ и 8 ассоциаций, включающих 4 субассоциации и 1 вариант, принадлежащих к 5 группам типов горных криволесий и редколесий. Сообщества 6 ассоциаций выявлены для территории заповедника впервые. Дана геоботаническая и флористическая характеристика выделенных синтаксонов, показана их экотопическая приуроченность, отражены синтаксономия и синхорология.

Ключевые слова: березовые криволесья и редколесья, лишайниковые, зеленомошные, долгомошные, травяные, сфагновые, классификация растительности, Северный Урал.

Республика Коми располагает разветвленной сетью особо охраняемых природных территорий (Таскаев, Дегтева, 1999). Особое место среди них принадлежит Печоро-Илычскому государственному природному заповеднику, учрежденному в 1930 г. Этот резерват, занимающий территории Печорской низменности, предгорья и горы западного макросклона Северного Урала, отличается уникальным разнообразием растительного мира на ценотическом и видовом уровнях (Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Флора.., 1997). Несмотря на достаточно длительную историю исследования, фитоценозы этой территории все еще изучены недостаточно. В частности, крайне малочисленны сведения о разнообразии растительности горной ландшафтной зоны.

В 2006 и 2007 гг. специалисты Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Печоро-Илычского заповедника выполнили комплексные экосистемные исследования в пределах горных хребтов Щука-ель-из, Макар-из и Турын-я-нер, располагающихся в северной части резервата в бассейне среднего течения р. Илыч. В пределах хр. Щука-ель-из исследования вели в долинах ручьев Ичет-парус-ель и Иджит-парус-ель и на их водоразделе. В районе хребтов Макар-из и Турын-я-нер были обследованы ландшафты в истоках и верховьях реки Кожим-ю — левого притока Илыча, на водоразделе Кожим-ю, р. Наюв-тотне-сория и ее правого притока, а также в долинах перечисленных водотоков.

Северная часть Уральского хребта располагается в районе с умеренно-континентальным климатом. Среднегодовая температура воздуха –1 °С. Среднемесячные положительные температуры фиксируются в течение 6 мес, однако продолжительность вегетационного периода составляет в среднем 47—80 дней (Справочник.., 1965). Осадки выпадают преимущественно в теплый период года, их общая годовая сумма в горах варьирует от 800 до 1000 мм (Атлас.., 1964). Устойчивый снежный покров в горах образуется значительно раньше, чем на равнине, и держится дольше, а в отдельные годы на северных склонах не стаивает совсем (Житенев, Серебряный, 1988).

Хр. Щука-ель-из является орографическим продолжением южной части Западного хребта горной полосы Урала. Его вершины достигают высот на 900—1000 м над ур. м.,[1] самая значимая из них — гора Листовка-ель (1014 м). Как было отмечено В. А. Варсанофьевой (1940) и позднее авторами, этот хребет характеризуется хорошо сохранившимися формами ледникового рельефа: по его западному склону спускаются 3 трога. Из-за значительной крутизны склонов большие площади занимают курумы (каменные реки). Материнскими породами в этом районе являются кварциты и кварцитовые сланцы кембрийского и, возможно, докембрийского возраста, прорванные небольшими интрузиями сильно метаморфизированных диабазов. Хребты Макар-из и Турын-я-нер — гранитные массивы, которые располагаются на севере Центральной полосы возвышенностей Урала (Варсанофьева, 1940). Самой высокой точкой здесь является вершина Макар-из, которая достигает высоты 964 м. В данном районе на склонах выражены пологие нагорные террасы.

Согласно геоботаническому районированию европейской части России (Исаченко, Лавренко, 1980), исследованная территория входит в состав Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразиатской таежной области, относится к подзоне северной тайги. В строении растительного и почвенного покрова исследованных хребтов четко прослеживается вертикальная поясность. На высотах до 500 м выделяется горно-лесной пояс, где под сообществами темнохвойной тайги из *Picea obovata*[2] и *Abies sibirica* с примесью *Pinus sibirica* развиваются горно-подзолистые иллювиально-гумусовые почвы (Почвы.., 1972). Выше располагается подгольцовый пояс (Горчаковский, 1966), где облик растительности определяют редколесья, сформированные *Betula pubescens*, *Abies sibirica* с примесью *Picea obovata* и изредка *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, чередующиеся с зарослями кустарников (*Juniperus sibirica*., *Salix lanata*, *S. lapponum*, *S. glauca*), участками горных лугов, переходных осоково-сфагновых и аапа-болот и небольшими фрагментами тундр. Здесь наиболее распространены горно-редколесные пропитанные иллювиально-гумусовые почвы. На высотах от 600—700 м в растительном покрове все более начинают преобладать тундровые экосистемы, для которых характерны горно-тундровые почвы, перемежающиеся с участками каменистых россыпей — гольцов.

---

[1] Здесь и далее указаны высоты над уровнем моря.

[2] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников — по R. Santesson et al., 2004.

Материал и методика

Исследованиями были охвачены все высотные пояса, от нижней части горно-лесного (282 м) до гольцового. Методом экологических профилей и в ходе маршрутных исследований обследованы склоны горных долин, прорезаемые ручьями, нагорные террасы и плато. Авторами, работавшими в составе экспедиции, выполнено 292 геоботанических описания с использованием стандартных методов, применяемых в геоботанике и лесной типологии (Анучин, 1952; Сукачев и др., 1957; Полевая.., 1964; Нешатаев, 1987). Размеры пробных площадей составляли для лесных сообществ 400 м^2, для фитоценозов остальных типов растительности — 100 м^2. При оценке роли видов в нижних ярусах сообществ использовали шкалу удельного обилия (табл. 1), разработанную В. С. Ипатовым (1998). В сводных таблицах геоботанических описаний, приведенных в статье, для травяно-кустарничкового и мохового покрова указаны ранги по данной шкале. Для каждого описания осуществлена географическая привязка с использованием навигаторов GPS.

При классификации описаний в основу был положен один из общепринятых в отечественной геоботанике подходов — эколого-фитоценотический. При выделении ассоциаций помимо эдификаторов и доминантов принимали во внимание участие в формировании сообществ видов разных эколого-ценотических групп, выделенных для бассейна верхней и средней Печоры (Новаковский, Дегтева, 2008), а также особенности структуры сообществ, связанные с условиями экотопов. Ассоциации в случае необходимости подразделяли на субассоциации и варианты. Субассоциации выделяли с учетом присутствия индикаторных видов, отражающих специфику экологических условий, варианты — по доминированию какого-либо вида эколого-ценотической группы, типичной для ассоциации.

Для определения ценотической значимости видов травяно-кустарничкового яруса вычисляли значения коэффициента участия (КУ) (Ипатов, 1998) по формуле

$$\text{КУ} = \frac{\sum a \cdot m}{n^2 \cdot 8},$$

где n — число описаний (учетных единиц), m — число встреч вида, a — ранг вида в каждом из описаний (табл. 1). КУ может принимать значения от 0 до 1.

Для оценки уровня разнообразия сосудистых растений в синтаксонах рассчитывали среднее число видов на пробной площади — α-разнообразие (Оценка.., 2000).

ТАБЛИЦА 1

Шкала оценки участия вида в растительном покрове (Ипатов, 1998)

Показетль	Оценка							
Среднее относительное (удельное) покрытие, %	1	2	5	19	33	50	66	83
Амплитуда относительного (удельного) покрытия, %	До 1	2—3	4—11	12—25	26—41	42—57	58—74	75 и больше
Ранг (а)	1	2	3	4	5	6	7	8

Результаты и обсуждение

В данной статье мы ограничимся характеристикой горных березовых криволесий и редколесий. А. А. Корчагин в сводке (1940), где приводится первое и на данный момент самое подробное описание растительности северной части Печоро-Илычского заповедника, вслед за В. С. Говорухиным (1929) рассматривал березу, формирующую горные криволесья и редколесья, как *Betula tortuosa*. Позднее флористические исследования специалистов Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Лавренко, Улле, Сердитов, 1995) показали, что этот вид — экологическая форма *B. pubescens*. Мы рассматриваем формируемые ею сообщества как субформацию Montano-Betuleta формации Pubescenti Betuleta.

Сведения о разнообразии встречающихся в бассейне среднего течения р. Илыч сообществ горных березовых редколесий и криволесий, которые можно найти в литературе, весьма немногочисленны. В. С. Говорухин (1929) и А. А. Корчагин (1940) выполнили обследование березовых криволесий при посещении вершин Торе-порре-из и Эбель-из и классифицировали их как формацию Tortuoso—Betuleta. Синтаксономическое разнообразие формации, документированное 10 геоботаническими описаниями, приведенными в работах этих исследователей, представлено 3 группами типов: лишайниковой, зеленомошной и травяной, которые объединяют 9 ассоциаций. Данные, полученные нами при анализе 64 оригинальных описаний, позволяют уточнить и дополнить выполненные ранее типологические построения. В ходе инвентаризации растительного покрова выявлены сообщества березовых криволесий и редколесий, которые при классификации могут быть отнесены еще к 2 группам типов — долгомошной и сфагновой. Получены дополнительные сведения о разнообразии фитоценозов зеленомошной группы типов, которая ранее была отмечена только на территории, сопредельной с заповедником (Говорухин, 1929).

Высоким постоянством во всех группах типов березовых криволесий и редколесий характеризуются 6 видов, которые относятся к 3 эколого-ценотическим группам: таежно-лесной (*Avenella flexuosa*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*), горно-тундровой (*Bistorta major*), горно-луговой (*Veratrum lobelianum*).

Березовые криволесья и редколесья лишайниковые

Березовые редколесья с доминированием в напочвенном покрове лишайников, встречающиеся на территории заповедника, ранее охарактеризованы только в работе А. А. Корчагина (1940). Исследователь указывал, что горные березняки лишайниковые распространены в северной части резервата мозаично и не образуют сколь-либо протяженных контуров. Корчагин привел описания 2 сообществ, отнесенных им к чернично-лишайниковой и голубично-лишайниковой ассоциациям. Нами в пределах исследованных ключевых участков отмечены единичные фитоценозы рассматриваемой группы типов, располагающиеся, как правило, вдоль верхней границы леса (высоты 640—650 м) в экотопах с наиболее сухими и бедными щебнистыми почвами (табл. 2). Древостой описанных сообществ одноярусный, разреженный (сомкнутость 0.1—0.3), с явным преобладанием *Betula pubescens*, высота деревьев достигает 2—5 м при значениях диаметра стволов 6—16 см. Число деревьев в насаждениях V класса возраста составляет порядка 250 шт./га. На хр. Щука-ель-из в насаждениях встречается лиственница (до 4 единиц по составу). В подросте превалирует береза, возобновление которой в целом слабое, отмечены также единичные угнетенные деревца *Picea obovata* и *Pinus sibirica*. Подлесок,

ТАБЛИЦА 2

Характеристика местообитаний березовых криволесий и редколесий подгольцового пояса Северного Урала (бассейн среднего течения р. Илыч)

Группа типов криволесий и редколесий	Ассоциация (тип сообщества)	Элемент рельефа	Высота над ур. м., м	Среднее значение и амплитуда экологических параметров в баллах шкал Л. Г. Раменского (Экологическая.., 1956)	
				Увлажнение почвы	Богатство и засоление почвы
Лишайниковая	Montano-Betuletum lerchenfeldioso-myrtilloso-cetrariosum	Крутые выпуклые СВ и В склоны	640—660	74.5 ± 0.7 (74—75)	4.0 ± 0.0
Зеленомошная	Montano-Betuletum lerchenfeldioso-myrtilloso-hylocomiosum, M.-B. myrtilloso-uliginosi vaccinioso-hylocomiosum	Пологие выпуклые СЗ, СВ, С, В склоны, надпойменные террасы	540—680	74.0 ± 1.4 (70—76)	4.5 ± 1.0 (4—7)
Долгомошная	Montano-Betuletum lerchenfeldioso-myrtilloso-polytrichosum, M.-B. nardo-polytrichosum	Мезопонижения под снежниками, пологие В, СВ, З, СЗ склоны, террасы речных долин	590—640	74.5 ± 2.4 (71—79)	5.0 ± 1.0 (4—7)
Травяная	Montano-Betuletum lerchenfeldiosum, M.-B. calamagrostidosum, M.-B. albiflori geraniosum, M.-B. mixto-herbosum, M.-B. athyriosum	Долины ручьев, ложбины стока, крутые и пологие В, СВ, СЗ склоны	540—700	73.0 ± 1.7 (71—77)	7.5 ± 1.0 (5—9)
Сфагновая	Montano-Betuletum calamagrostidoso-sphagnosum, M.-B. junco-sphagnosum, M.-B. mixto-herboso-sphagnosum	Долины ручьев, ложбины стока	550—650	77.0 ± 2.6 (77—80)	7.0 ± 0.8 (6—8)

сомкнутость которого варьирует в пределах 0.1—0.6, представлен *Betula nana* и *Juniperus sibirica* (табл. 3). Травяно-кустарниковый ярус березовых редколесий лишайниковых характеризуется значительным общим проективным покрытием (ОПП) — 60—80 %, однако его насыщенность в конкретных сообществах не велика — от 10 до 15 видов. Наиболее ценотически значимый вид — *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.81), заметным обилием характеризуется и *Avenella flexuosa* (КУ 0.56). Среди малообильных видов можно упомянуть *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*, *Vaccinium uliginosum*. Всего для сообществ описываемого типа зарегистрировано 24 вида сосудистых растений, показатель альфа-разнообразия составил 16 видов на 400 м^2. В мохово-лишайниковом ярусе, общее проективное покрытие которого составляет от 40 до 90 %, отмечено 23 вида. Явно преобладает *Cetraria islandica*. В отдельных случаях может достигать 25 % покрытие зеленых мхов: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum flexicaule*, *D. scoparium*, представителей рода *Polytrichum*. В напочвенном покрове горных березняков лишайниковой группы типов, охарактеризованных ранее Корчагиным, доминировали лишайники рода *Cladonia*. Это позволяет считать, что выделенный нами синтаксон может рассматриваться как новый для территории заповедника тип сообществ Montano-Betuletum

ТАБЛИЦА 3

Фитоценотическая таблица березовых криволесий и редколесий подгольцового пояса Северного Урала (бассейн среднего течения р. Илыч)

Группа типов криволесий и редколесий	Лишайниковая	Зеленомошная			Долгомошная			Травяная					Сфагновая		
Ассоциация (тип сообщества)	1	2		3	4		5	6	7	8	9	10	11	12	13
Субассоциация		2а	2б		4а	4б									
Число описаний	2	4	13	2	4	4	3	3	13	4	4	1	2	1	2
Древостой															
Betula pubescens	2	V	V	2	V	V	V	V	V	V	V	1	2	1	2
Abies sibirica	.		III	2	I	II			I	II		1			
Larix sibirica	1	.	II	2	II		.				.	1			.
Picea obovata	1	II	II	1	.		II				II	1			1
Pinus sibirica	1		III	1	I							1			
Подлесок															
Juniperus sibirica	2	IV	IV	1	V	IV	V		II	IV	II		1	1	1
Betula nana	1	II	III	.	II	IV	V	.	II	II	.	.	2	1	1
Sorbus sibirica		IV	V	2	III	II		II	I	III	III	1	1	.	1
Salix lapponum					II	II			V	IV	III		1	1	1
S. phylicifolia			.			IV			IV	II	.		2	.	1
S. glauca			I			.			III	III	II		1	1	.
S. lanata						II			II	II	III	.	1		1
Rosa acicularis									I	.		1			.
Salix jenisseensis									II	III					1
Травяно-кустарничковый ярус															
Hieracium alpinum		$III_{(2)}$	$III_{(1)}$	$I_{(1)}$	$II_{(1)}$	.	$IV_{(1)}$	$IV_{(1)}$	.	.	.	.	.	.	.
Luzula frigida		$IV_{(1)}$	$II_{(1)}$	.	$II_{(1)}$	$IV_{(1)}$	$IV_{(1)}$	$V_{(1)}$	$II_{(1-2)}$	$II_{(1)}$	$III_{(1)}$		$I_{(1)}$		$I_{(1)}$

Carex brunnescens		V$_{(1-2)}$	III$_{(1-3)}$		V$_{(1-3)}$	IV$_{(1-2)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(1-2)}$	IV$_{(1)}$	.	III$_{(1)}$	1$_{(1)}$		1$_{(1)}$	1$_{(1)}$
Rubus arcticus		.	II$_{(1)}$		II$_{(1)}$	II$_{(1)}$	IV$_{(1-2)}$	II$_{(1)}$	II$_{(1-3)}$	II$_{(1)}$	.	.		.	1$_{(1)}$
Melampyrum pratense	.	.	II$_{(1-4)}$	2$_{(2-4)}$	.	.	II$_{(2)}$	.	.	III$_{(1)}$	II$_{(1)}$	1$_{(1)}$	.	1$_{(1)}$	1$_{(1)}$
Solidago virgaurea	1$_{(1)}$	IV$_{(1-2)}$	V$_{(1-2)}$	2$_{(1-2)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(1-4)}$	V$_{(2)}$	V$_{(1-5)}$	V$_{(1-5)}$	V$_{(1-3)}$	V$_{(3-5)}$	1$_{(1)}$	2$_{(1-2)}$	1$_{(3)}$	2$_{(1-4)}$
Bistorta major	2$_{(1)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(1-3)}$	1$_{(1)}$	V$_{(1-4)}$	V$_{(1-4)}$	IV$_{(2)}$	V$_{(2-4)}$	V$_{(1-4)}$	V$_{(1-3)}$	V$_{(1-3)}$	1$_{(3)}$	2$_{(2-3)}$	1$_{(1)}$	.
Trientalis europaea	2$_{(1)}$	IV$_{(1-2)}$	V$_{(1-2)}$	2$_{(2-3)}$	V$_{(2)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(2-3)}$	IV$_{(1-2)}$	V$_{(1)}$	V$_{(1)}$	1$_{(2)}$	1$_{(1)}$	1$_{(2)}$	2$_{(2)}$
Avenella flexuosa	2$_{(4-5)}$	V$_{(5-7)}$	V$_{(2-4)}$	2$_{(2-3)}$	V$_{(1-4)}$	V$_{(6-8)}$	V$_{(2-4)}$	V$_{(7-8)}$	IV$_{(1-4)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(2-3)}$	1$_{(3)}$	2$_{(1-2)}$	1$_{(1)}$	1$_{(4)}$
Vaccinium myrtillus	2$_{(6-7)}$	V$_{(5-7)}$	V$_{(6-8)}$	2$_{(5-7)}$	V$_{(6-7)}$	V$_{(4-5)}$	V$_{(3-4)}$	V$_{(3-5)}$	IV$_{(1-6)}$	III$_{(1-2)}$	IV$_{(2-4)}$	1$_{(4)}$	2$_{(2)}$	1$_{(2)}$	2$_{(3)}$
Veratrum lobelianum	1$_{(1)}$	III$_{(1)}$	V$_{(1)}$	1$_{(1)}$	III$_{(1)}$	IV$_{(1-3)}$	II$_{(2)}$	V$_{(2-3)}$	V$_{(1-4)}$	V$_{(1-3)}$	V$_{(1-3)}$	1$_{(1)}$	2$_{(2)}$	1$_{(2)}$	2$_{(1-6)}$
Nardus stricta	1$_{(2)}$	IV$_{(1-2)}$	II$_{(1-2)}$	.	III$_{(3-4)}$	IV$_{(1)}$	V$_{(8)}$	II$_{(4)}$	I$_{(1)}$	.	I$_{(1)}$	.	.	.	1$_{(1)}$
Vaccinium uliginosum	2$_{(3)}$	II$_{(1)}$	IV$_{(1-4)}$	2$_{(5-7)}$	IV$_{(1-4)}$	IV$_{(1-2)}$	IV$_{(2-3)}$	.	II$_{(1-5)}$		.			1$_{(2)}$	2$_{(1-4)}$
Empetrum hermaphroditum	2$_{(3-4)}$	II$_{(3)}$	IV$_{(1-4)}$	2$_{(3-4)}$	IV$_{(2-6)}$	.	IV$_{(1)}$		I$_{(1)}$					1$_{(1)}$	1$_{(1)}$
Juncus trifidus	2$_{(1)}$	III$_{(1-2)}$	I$_{(2)}$	.	IV$_{(1-4)}$	II$_{(3)}$	II$_{(1)}$	.	I$_{(1)}$	.			.	.	.
Festuca ovina	1$_{(2)}$	IV$_{(1)}$	.	1$_{(1)}$	II$_{(1)}$	IV$_{(1)}$	II$_{(2)}$	II$_{(1)}$	I$_{(1)}$	II$_{(1)}$			1$_{(1)}$	.	.
Carex globularis	1$_{(1)}$	.	I$_{(1)}$	.	III$_{(1-3)}$	.	.	.	I$_{(2)}$					1$_{(1)}$	1$_{(4)}$
Diphasiastrum alpinum	2$_{(1)}$		I$_{(1)}$		II$_{(1)}$	.	II$_{(1)}$	.	.		.				
Carex vaginata	.	.	I$_{(1-2)}$	.	.	II$_{(1)}$	.	IV$_{(1)}$	.	.	II$_{(1)}$				
Luzula pilosa		II$_{(1)}$	I$_{(1)}$	1$_{(1)}$		.		II$_{(1)}$	I$_{(1)}$	III$_{(1)}$	.				
Hieracium vulgatum		II$_{(1)}$	II$_{(1)}$	.				II$_{(1)}$	I$_{(1)}$	.	II$_{(1)}$	.	.		
Dryopteris expansa		II$_{(1)}$	II$_{(1)}$	1$_{(1)}$				IV$_{(1)}$	II$_{(1)}$	III$_{(1)}$	II$_{(1)}$	1$_{(1)}$	1$_{(1)}$		.
Athyrium distentifolium	.	.	II$_{(1)}$	1$_{(1)}$	.	.		II$_{(1)}$	III$_{(1)}$	III$_{(1)}$	III$_{(1)}$	1$_{(6)}$	1$_{(1)}$		1$_{(1)}$
Anemonastrum biarmiense	1$_{(1)}$	.	IV$_{(1-2)}$	1$_{(1)}$	III$_{(1)}$	III$_{(1-4)}$		IV$_{(1-2)}$	III$_{(1-4)}$	V$_{(1-4)}$	IV$_{(1-5)}$	.	1$_{(1)}$	.	1$_{(2)}$
Anthoxanthum alpinum	.	II$_{(1)}$	II$_{(1)}$		.	IV$_{(1-2)}$		V$_{(1-2)}$	IV$_{(1-4)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(1-3)}$		1$_{(2)}$	1$_{(1)}$	2$_{(1-4)}$
Omalotheca norvegica		.	I$_{(1)}$		.	III$_{(1)}$		IV$_{(1)}$	III$_{(1-2)}$	IV$_{(1)}$	V$_{(1-2)}$		2$_{(1)}$	.	1$_{(1)}$
Gymnocarpium dryopteris			III$_{(1-5)}$		II$_{(1)}$	.		IV$_{(1-2)}$	II$_{(2-3)}$	IV$_{(2-3)}$	II$_{(4)}$		1$_{(2)}$		1$_{(1)}$
Rumex acetosa			II$_{(1-2)}$		.	II$_{(1)}$		II$_{(1)}$	V$_{(1-3)}$	IV$_{(1)}$	III$_{(2-3)}$		1$_{(1)}$		1$_{(1)}$
Phleum alpinum			I$_{(1)}$		.	III$_{(1)}$		II$_{(1)}$	II$_{(1)}$	III$_{(1)}$	III$_{(1-3)}$	.	1$_{(1)}$	.	1$_{(1)}$
Calamagrostis purpurea			II$_{(1-3)}$		III$_{(1)}$	IV$_{(1)}$		.	V$_{(5-8)}$	V$_{(3-5)}$	V$_{(3-4)}$	1$_{(2)}$	2$_{(5-6)}$	1$_{(2)}$	2$_{(3-4)}$
Viola biflora			I$_{(1)}$			II$_{(1)}$			V$_{(1-3)}$	V$_{(1-4)}$	V$_{(1-3)}$	.	2$_{(1-3)}$	.	.

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Группа типов криволесий и редколесий	Лишайниковая	Зеленомошная			Долгомошная			Травяная					Сфагновая		
Ассоциация (тип сообщества)	1	2		3	4		5	6	7	8	9	10	11	12	13
Субассоциация		2а	2б		4а	4б									
Число описаний	2	4	13	2	4	4	3	3	13	4	4	1	2	1	2
Chamaenerion angustifolium			II$_{(1)}$			II$_{(1)}$			IV$_{(1-3)}$	V$_{(1-3)}$	IV$_{(1)}$		1$_{(2)}$	1$_{(2)}$	1$_{(1)}$
Geranium albiflorum			I$_{(1)}$			II$_{(1)}$			V$_{(1-4)}$	V$_{(6)}$	V$_{(1-3)}$		2$_{(3)}$	1$_{(1)}$	1$_{(1)}$
Sanguisorba officinalis			I$_{(2)}$			III$_{(1)}$			IV$_{(1-4)}$	V$_{(1-2)}$	V$_{(1-5)}$		2$_{(1-2)}$	1$_{(3)}$	2$_{(2-4)}$
Cirsium heterophyllum			.			.			III$_{(1-3)}$	V$_{(1-2)}$	IV$_{(1-5)}$		2$_{(1-2)}$	.	1$_{(1)}$
Equisetum sylvaticum			I$_{(1)}$						III$_{(1-4)}$	IV$_{(1-3)}$	III$_{(3)}$		2$_{(3-4)}$	1$_{(3)}$	1$_{(3)}$
Alchemilla sp.			.						III$_{(1-4)}$	V$_{(1-2)}$	III$_{(1)}$		2$_{(3)}$	1$_{(1)}$	1$_{(4)}$
Aconitum septentrionale						.			IV$_{(1-4)}$	III$_{(1-2)}$	II$_{(1)}$		1$_{(2)}$	.	.
Ranunculus propinquus						III$_{(1)}$			III$_{(1-2)}$	V$_{(1-2)}$	III$_{(1-2)}$		2$_{(1-2)}$		
Tanacetum bipinnatum						III$_{(1)}$			II$_{(1-2)}$	II$_{(1)}$	IV$_{(2-4)}$		2$_{(1)}$		
Milium effusum			.			.			III$_{(1-5)}$	III$_{(1)}$	II$_{(1)}$		.	.	
Deschampsia glauca			I$_{(1)}$			III$_{(1)}$			II$_{(1-2)}$	IV$_{(1)}$	III$_{(1)}$			1$_{(1)}$	2$_{(1-2)}$
Melampyrum sylvaticum			.			.			I$_{(1)}$	IV$_{(1-2)}$	II$_{(1)}$		.	.	.
Lagotis uralensis									I$_{(2)}$	IV$_{(1)}$	III$_{(1)}$		1$_{(1)}$		2$_{(1)}$
Poa pratensis									II$_{(1-2)}$	II$_{(1)}$	IV$_{(1-2)}$		.		.
Angelica archangelica									II$_{(1-4)}$	III$_{(1)}$	II$_{(1)}$				
Pachypleurum alpinum									II$_{(1-2)}$	III$_{(1)}$	II$_{(1)}$		.		
Trisetum sibiricum									II$_{(1)}$	II$_{(1)}$	II$_{(1)}$		2$_{(1)}$		
Trollius europaeus									II$_{(1-2)}$	IV$_{(1)}$	.		.		
Equisetum pratense			.		.				II$_{(1-2)}$	II$_{(1)}$	.			.	.
Rubus chamaemorus			I$_{(1)}$		III$_{(1)}$	.	.	.	I$_{(2)}$	.	.		.	1$_{(3)}$	1$_{(1)}$
Juncus filiformis			.		II$_{(1)}$	II$_{(1)}$	IV$_{(1)}$	II$_{(1)}$	I$_{(1-4)}$	II$_{(1)}$			1$_{(1)}$	1$_{(8)}$	1$_{(3)}$
Epilobium palustre					.	.	.	.	.	.			2$_{(1)}$	.	1$_{(1)}$
Poa palustris													1$_{(1)}$		2$_{(1)}$

Dactylorhiza traunsteineri													$1_{(2)}$		$1_{(1)}$
Eriophorum polystachyon													$1_{(1)}$	·	$1_{(1)}$
Caltha palustris													·	$1_{(1)}$	$1_{(1)}$
Eriophorum vaginatum													·	$1_{(1)}$	$1_{(1)}$
Мохово-лишайниковый ярус															
Pleurozium schreberi	$2_{(1-4)}$	$\mathrm{V}_{(2-4)}$	$\mathrm{V}_{(1-7)}$	$1_{(3)}$	$\mathrm{V}_{(1-6)}$	$\mathrm{IV}_{(2-3)}$	$\mathrm{V}_{(1-4)}$	$\mathrm{IV}_{(2-6)}$	$\mathrm{II}_{(1-5)}$	$\mathrm{II}_{(4)}$	$\mathrm{IV}_{(1-7)}$	·	$1_{(1)}$	$1_{(2)}$	$1_{(3)}$
Dicranum fuscescens	·	$\mathrm{V}_{(2-3)}$	$\mathrm{II}_{(2-7)}$	·	$\mathrm{II}_{(3)}$	$\mathrm{IV}_{(1-2)}$	$\mathrm{II}_{(2)}$	$\mathrm{II}_{(3)}$	$\mathrm{III}_{(2-8)}$	$\mathrm{II}_{(4)}$	$\mathrm{III}_{(3-4)}$	$1_{(1)}$	·	$1_{(1)}$	$1_{(2)}$
D. scoparium	$1_{(4)}$	$\mathrm{V}_{(6-8)}$	$\mathrm{IV}_{(5-8)}$	$2_{(8)}$	$\mathrm{III}_{(5-6)}$	$\mathrm{IV}_{(2-3)}$	$\mathrm{V}_{(3-6)}$	$\mathrm{V}_{(3-8)}$	$\mathrm{II}_{(2-5)}$	$\mathrm{V}_{(3-8)}$	$\mathrm{III}_{(1-2)}$	$1_{(4)}$	·	·	$2_{(1)}$
Polytrichum commune	$1_{(2)}$	$\mathrm{V}_{(2-4)}$	$\mathrm{IV}_{(1-4)}$	·	$\mathrm{V}_{(4-7)}$	$\mathrm{V}_{(5-8)}$	$\mathrm{V}_{(5-8)}$	$\mathrm{IV}_{(3-8)}$	$\mathrm{III}_{(1-7)}$	$\mathrm{II}_{(4)}$	$\mathrm{IV}_{(1-6)}$	$1_{(4)}$	$2_{(1-2)}$	$1_{(3)}$	$2_{(3-4)}$
P. strictum	$2_{(3-4)}$	$\mathrm{IV}_{(2)}$	$\mathrm{III}_{(1-3)}$	$2_{(2-3)}$	$\mathrm{II}_{(2)}$	$\mathrm{IV}_{(3-6)}$	$\mathrm{V}_{(2-3)}$	$\mathrm{II}_{(3)}$	$\mathrm{I}_{(1)}$	·	·	$1_{(2)}$	·	$1_{(3)}$	$1_{(1)}$
Sphagnum girgensohnii	·	·	$\mathrm{I}_{(3)}$	·	$\mathrm{II}_{(1)}$	$\mathrm{V}_{(1-4)}$	$\mathrm{V}_{(1-3)}$	·	$\mathrm{II}_{(2-8)}$	$\mathrm{II}_{(3)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	$1_{(4)}$	$2_{(4)}$	$1_{(3)}$	$2_{(6-8)}$
Brachythecium species	·	$\mathrm{II}_{(1)}$	$\mathrm{I}_{(1-2)}$		·	·	·	$\mathrm{II}_{(3)}$	$\mathrm{III}_{(2-8)}$	$\mathrm{III}_{(4-6)}$	$\mathrm{III}_{(3-8)}$	·	$1_{(2)}$	$1_{(2)}$	$2_{(1-3)}$
Cladonia deformis	$1_{(1)}$	·	$\mathrm{II}_{(1-2)}$	·	·	·	·	$\mathrm{II}_{(1)}$	$\mathrm{I}_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	·	$1_{(1)}$	·	·	$1_{(1)}$
Cetraria islandica	$2_{(6)}$	$\mathrm{V}_{(1-4)}$	$\mathrm{III}_{(1-4)}$	$2_{(2)}$	$\mathrm{IV}_{(2-4)}$	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{V}_{(2-4)}$	$\mathrm{IV}_{(1)}$	·	·		·			·
Cladonia bellidiflora	$1_{(1)}$	$\mathrm{IV}_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	$2_{(1-2)}$	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{IV}_{(1-2)}$	$\mathrm{IV}_{(1)}$	$\mathrm{IV}_{(1)}$				·			$1_{(1)}$
C. arbuscula	$2_{(1-2)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1-2)}$	$1_{(1)}$	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{IV}_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$				$1_{(1)}$			·
C. uncialis	$2_{(1-2)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1-2)}$	$1_{(1)}$	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{IV}_{(1-2)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	·			$1_{(1)}$			
C. gracilis	$1_{(1)}$	$\mathrm{III}_{(1-2)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	·	·	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{V}_{(1-2)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	$\mathrm{I}_{(1)}$			·			
C. sulphurina	$1_{(2)}$	·	$\mathrm{II}_{(1-2)}$	$1_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	·	·	·	·						
C. cornuta	$1_{(1)}$	$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{I}_{(1)}$	·	$\mathrm{II}_{(1)}$										
Cetraria ericetorum	$1_{(1)}$	·	$\mathrm{I}_{(1-2)}$		$\mathrm{II}_{(1)}$									·	
Dicranum flexicaule	$1_{(4)}$		$\mathrm{I}_{(5-8)}$		·	·		·	·					$1_{(2)}$	
Hylocomium splendens	·	·	$\mathrm{I}_{(4)}$	·	·	$\mathrm{II}_{(2)}$		$\mathrm{II}_{(2)}$	$\mathrm{II}_{(1-2)}$					·	
Cladonia rangiferina		$\mathrm{III}_{(1)}$	$\mathrm{I}_{(1)}$	$1_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$	$\mathrm{II}_{(1)}$		·	·						
Polytrichum juniperinum		·	$\mathrm{I}_{(2-4)}$	·	$\mathrm{II}_{(2)}$	·			·						
Ptilidium pulcherrimum			$\mathrm{I}_{(1-2)}$	$1_{(2)}$	·				$\mathrm{I}_{(1)}$	·		·			
P. ciliare			$\mathrm{I}_{(1)}$	$1_{(2)}$					·	$\mathrm{II}_{(3)}$		$1_{(1)}$			
Plagiomnium ellipticum			·	·					·	$\mathrm{II}_{(4)}$	·	·	·	·	
Calliergon stramineum									$\mathrm{I}_{(3-8)}$	$\mathrm{III}_{(4)}$	$\mathrm{II}_{(8)}$		$2_{(4)}$	$1_{(2)}$	

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Группа типов криволесий и редколесий	Лишайниковая	Зеленомошная			Долгомошная			Травяная					Сфагновая		
Ассоциация (тип сообщества)	1	2		3	4		5	6	7	8	9	10	11	12	13
Субассоциация		2а	2б		4а	4б									
Число описаний	2	4	13	2	4	4	3	3	13	4	4	1	2	1	2
Rhizomnium pseudopunctatum									$\mathrm{I}_{(5-6)}$	$\mathrm{II}_{(4)}$			$1_{(6)}$	$1_{(1)}$	$1_{(6)}$
Aulacomnium palustre				$1_{(1)}$		$\mathrm{III}_{(1-3)}$	·						$1_{(2)}$	$1_{(1)}$	$1_{(3)}$
Sphagnum russowii				$2_{(1)}$		$\mathrm{III}_{(1)}$	$1_{(1)}$						$1_{(4)}$	$1_{(3)}$	$1_{(2)}$
S. riparium				·		·	·						$2_{(2-3)}$	$1_{(3)}$	·
S. squarrosum						$\mathrm{II}_{(1)}$							·	·	$1_{(2)}$
S. capillifolium						$\mathrm{II}_{(1)}$							$1_{(4)}$	·	·
S. angustifolium						·							·	$1_{(8)}$	

Примечание. Ассоциации: 1 — Montano-Betuletum lerchenfeldioso-myrtylloso-cetrariosum, 2 — M.-B. lerchenfeldioso-myrtilloso-hylocomiosum (2a — typicum, 2б — lerchenfeldiosum), 3 — M.-B. myrtilloso-uliginosi vaccinioso-hylocomiosum, 4 — M.-B. lerchenfeldioso-myrtilloso-polytrichosum (4a — typicum, 4б — lerchenfeldiosum), 5 — M.-B. nardo-polytrichosum, 6 — M.-B. lerchenfeldiosum, 7 — M.-B. calamagrostidosum, 8 — M.-B. albiflori geraniosum, 9 — M.-B. mixto-herbsum, 10 — M.-B. athyriosum, 11 — M.-B. calamagrostidoso-sphagnosum, 12 — M.-B. junco-sphagnosum, 13 — M.-B. mixto-herboso-sphagnosum. Виды с низким обилием (1) и встречаемостью: травяно-кустарничковый ярус: *Adoxa moschatellina* — 8; *Agrostis borealis* — 4а; *Allium schoenoprasum* — 4б, 7, 8, 11, 13; *Alopecurus alpinus* — 7, 9; *Angelica sylvestris* — 7; *Antennaria alpina* — 2б, 3, 4а, 7, 10; *Anthryscus sylvestris* — 7, 8; *Baeothryon cespitosum* — 2а, 4а; *Campanula rotundifolia* — 4б; *Carex aquatilis* — 11; *C. arctisibirica* — 4б; *C. cespitosa* — 7, 11; *C. vesicaria* — 13; *Comarum palustre* — 7; *Crepis paludosa* — 7, 8; *C. sibirica* — 7; *Dactylorhiza hebridensis* — 7; *Dianthus superbus* — 7; *Diphasiastrum alpinum* — 7; *Epilobium angustifolium* — 7; *Equisetum fluviatile* — 13; *Galium boreale* — 4а, 6, 7; *Hieracium hypoglaucum* — 2б, 7, 13; *Huperzia setago* — 1; *Hylothelephium triphyllum* — 7; *Hypericum maculatum* — 7; *Geranium sylvaticum* — 7, 8; *Ligularia sibirica* — 7; *Linnaea borealis* — 9; *Listera cordata* — 5, 8, 9; *Loiseleria procumbens* — 1; *Lycopodium lagopus* — 4а; *Maianthemum bifolium* — 7, 9; *Melica nutans* — 7; *Myosotis sylvatica* — 7, 9; *M. palustris* — 7, 9, 13; *Parnassia palustris* — 12; *Pedicularis compacta* — 7, 8, 11; *Phegopteris connectilis* — 7, 10; *Pleurospermum uralense* — 7; *Poa alpina* — 7; *Pyrola grandiflora* — 2а; *P. minor* — 7; *Rhodiola rosea* — 7, 8; *Rubus saxatilis* — 7; *Stellaria bungeana* — 7, 8; *Taraxacum officinale* — 9; *Thalictrum minus* — 7; *T. simplex* — 4б; *Vaccinium vitis-idaea* — 9; *Valeriana wolgensis* — 7; *Viola canina* — 7; *V. epipsila* — 9; *V. palustris* — 7, 9, 11; мохово-лишайниковый ярус: *Bryum weigelii* — 10, 11; *Conocephalum conicum* — 12; *Hylocomium pyrenaium* — 11; *Kyaeria blytti* — 7, 9; *Lophozia* sp. — 3; *Olygotrichum hercynicum* — 7; *Philonotis fontana* — 11; *Pohlia nutans* — 1; *Polytrichastrum longisetum* — 2б, 3; *Polytrichum hyperboreum* — 1; *Polytrichum piliferum* — 7; *Pseudobryum ciclidioides* — 11; *Racomitrium microcarpon* — 2б, 5, 7; *Sanionia uncinata* — 4б, 9, 11, 12; *Stereocaulon paschale* — 1, 2б, 4а; *Trapeliopsis granulosa* — 1, 4а. Римскими цифрами обозначены классы постоянства вида в выделенных ассоциациях (субассоциациях): I — встречаемость вида в массиве описаний от 1 до 20 %, II — от 21 до 40, III — от 41 до 60, IV — от 61 до 80, V — от 81 до 100 %; арабскими — число описаний того или иного типа сообществ, в которых зарегистрирован вид. Цифры в скобках — ранги удельного обилия вида по шкале В. С. Ипатова (1998).

lerchenfeldioso-myrtylloso-cetrariosum. Отметим, что в настоящее время описания горных березовых криволесий и редколесий лишайниковых остаются крайней малочисленными, для построения корректной классификации необходимо продолжать изучение данной специфической группы фитоценозов.

Березовые криволесья и редколесья зеленомошные

Фитоценозы данной группы типов, согласно Ю. П. Юдину (1954), широко распространены в пределах западного макросклона Северного и Приполярного Урала до 65° с. ш. Для территории, сопредельной с заповедником, ранее они были выявлены В. С. Говорухиным (1929) на вершине Эбель-из.

На исследованных нами участках Уральского хребта березовые криволесья и редколесья зеленомошные достаточно обычны, рассредоточены в подгольцовом поясе на высотах 540—680 м (табл. 2). Общая сомкнутость крон древостоев, сформированных *Betula pubescens* (чаще 9—10 единиц по составу) с примесью *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *Picea obovata*, варьирует в пределах (0.3) 0.4—0.6 (0.7). Число стволов в зависимости от полноты насаждения составляет от 400—500 до 1100—1350 шт./га. По высотному градиенту в сообществах происходит закономерное ухудшение таксационных показателей. Так, в насаждениях VII—VIII классов возраста на высотах порядка 540—550 м максимальная высота стволов березы составляет 8—12 м при диаметрах 16—26—32—40 см, а на высотах от 620 до 680 м высота стволов не превышает 3—5 м, а их диаметры — 14—24 см.

В составе древесного яруса можно выделить до 3 вертикальных пологов. Их число и сомкнутость зависят от возраста древостоя. В насаждениях II—V классов возраста, как правило, дифференциация на пологи не выражена, хвойные деревья представлены в виде немногочисленного подроста. В более зрелых древостоях (VII—VIII классы возраста) первый полог обычно разреженный (максимальная сомкнутость не превышает 0.3), в его составе наряду с березой обычны пихта и ель (до единицы по составу), а на хр. Щука-ель-из — лиственница (в отдельных случаях до 5—9 единиц). Основной запас древесины сосредоточен во втором пологе (сомкнутость крон 0.3—0.5), образованном преимущественно деревьями березы II—III (V) классов возраста высотой 4—8 м при значениях диаметра ствола от 6 до 14 (24) см. В отдельных случаях имеется разреженный третий полог, сложенный тонкомером березы высотой 3—3.5 м. В подросте отмечены все древесные породы, однако наиболее активно возобновляется *B. pubescens*. Подлесок, сомкнутость которого варьирует в пределах от менее 0.1 до 0.4, выражен почти всегда и представлен 3 видами кустарников: *Betula nana*, *Juniperus sibirica*, *Sorbus sibirica* (табл. 3).

Значения показателя ОПП травяно-кустарничкового яруса значительно варьируют (от 50 до 90 %). Средняя высота растений составляет 15—30 см. В травяно-кустарничковом покрове, как и в сообществах лишайниковой и долгомошной групп типов, заметную роль играют психрофиты (*Empetrum hermaphroditum*, *Juncus trifidus*, *Nardus stricta*, *Vaccinium uliginosum*) и криоксерофит *Festuca ovina*. Все они, а также высоко константные для фитоценозов березовых криволесий и редколесий долгомошных *Carex brunnescens* и *Hieracium alpinum* относятся к горно-тундровой эколого-ценотической группе. Наиболее ценотически значимым видом для сообществ рассматриваемой группы типов является *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.64). Ранга содоминирующего вида могут достигать *Avenella flexuosa*, *Vaccinium uliginosum* (значения КУ 0.45 и 0.15 соответственно).

Напочвенный покров обычно хорошо развит (ОПП 60—80 %), но при высоком покрытии кустарничков и многолетних трав выражен слабее (ОПП до 30 %). В нем наиболее постоянны и обильны *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, менее ценотически значимы виды рода *Polytrichum*, *Dicranum flexicaule*. Из лишайников характерны *Cetraria islandica*, *Cladonia bellidiflora*, *C. arbuscula* и *C. uncialis*. В основаниях стволов берез обычны *Dicranum fuscescens*, *Ptilidium ciliare*, *P. pulcherrimum*.

Всего сосудистых растений насчитывается 64 таксона. Видовая насыщенность конкретных сообществ видами данной группы варьирует от 10 до 30, а величина показателя альфа-разнообразия составила 19 видов на 400 м^2. Отмечено 14 видов мхов (в том числе 3 печеночника) и 11 — лишайников.

По составу нижних ярусов в березовых криволесьях и редколесьях рассматриваемой группы типов можно выделить 2 ассоциации: луговиково-чернично-долгомошную и чернично-голубично-зеленомошную (табл. 3).

Наиболее широко распространены на плато и склонах хребтов Щука-ель-из, Макар-из и Турын-я-нер березовые криволесья и редколесья луговиково-чернично-зеленомошные (Montano-Betuletum lerchenfeldioso-myrtilloso-hylocomiosum). Фитоценозы данной ассоциации занимают значительные площади на нагорных террасах и пологих склонах и не имеют отчетливо выраженной экотопической и высотной приуроченности. В составе синтаксона можно выделить 2 субассоциации. Одна из них, типичная (typicum), ранее охарактеризована для территории, граничащей с заповедником, В. С. Говорухиным (1929). Судя по приведенным данным, к ней могут быть отнесены сообщества, которые Корчагин (1940) рассматривал в составе травяной группы типов как асс. Tortuoso-Betuletum myrtilloso-deschampsiosum. Позднее сообщества, которые могут быть отнесены к данному синтаксону, были отмечены для Среднего Урала К. Н. Игошиной (1952) в ранге ассоциации березовое редколесье луговиково-черничное с зелеными мхами, для западного макросклона Урала в пределах Республики Коми Ю. П. Юдиным (1954) — как ассоциация березняк горно-черничный. П. Л. Горчаковский (1966), выявив их для Северного Урала, рассматривал как ассоциацию березовое криволесье с покровом из черники.

Сообщества второй субассоциации — lerchenfeldiosum — приурочены, судя по косвенной оценке параметров экотопов с использованием экологических шкал Л. Г. Раменского (Экологическая.., 1956), к местообитаниям с менее влажными почвами. Для них характерно снижение ценотической роли кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum, Empetrum hermaphroditum*) при одновременном увеличении роли многолетних злаков, прежде всего *Avenella flexuosa*, а также *Nardus stricta*, *Festuca ovina*. Разрастание трав может быть следствием зоогенной динамики и связано как с пиками численности мелких млекопитающих, так и с выпасом оленей. Ю. П. Юдин (1954) рассматривал подобные фитоценозы в ранге ассоциации березняк горный чернично-щучковый. К. Н. Игошина (1952) отмечала, что чернично-луговиковые березовые редколесья бассейна р. Илыч соответствуют черничным редколесьям, характерным для Среднего Урала.

В. Ю. Нешатаева и В. Ю. Нешатаев (2005) при характеристике растительного покрова восточного макросклона Полярного Урала в верховьях р. Собь приводят при описании чернично-вороничной серии ассоциаций лесных сообществ асс. Betuletum empetroso-myrtillosum, которая, по нашему мнению, может рассматриваться как субассоциация или географический вариант асс. Montano-Betuletum lerchenfeldioso-myrtilloso-hylocomiosum.

Сообщества асс. Montano-Betuletum myrtilloso-uliginosi vaccinioso-hylocomiosum описаны нами на хр. Щука-ель-из на высотах 550—600 м. Они формируются

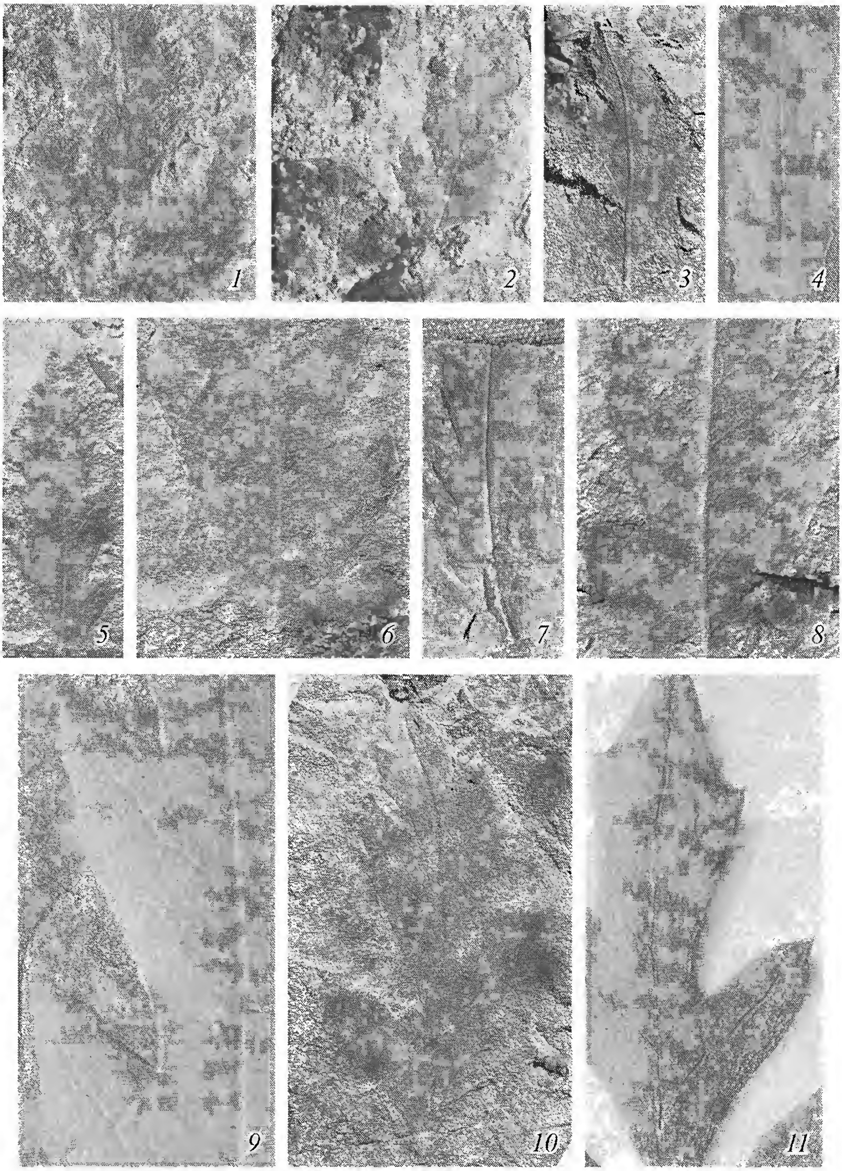


Таблица I. *Lomatia preferruginea* и *L. ferruginea*.

1—10 — *Lomatia preferruginea* Berry, о-в Кит Джордж, п-ов Файлдз. Колл. БИН 1534, отпечатки листочков и их фрагментов, обр. 82, 226, 184, 74, 17; *1, 2, 6, 8, 9* — детали листочков, ув. 3; *11* — *Lomatia ferruginae* R. Br., листочек, совр., Австралия (LE), ув. 3.

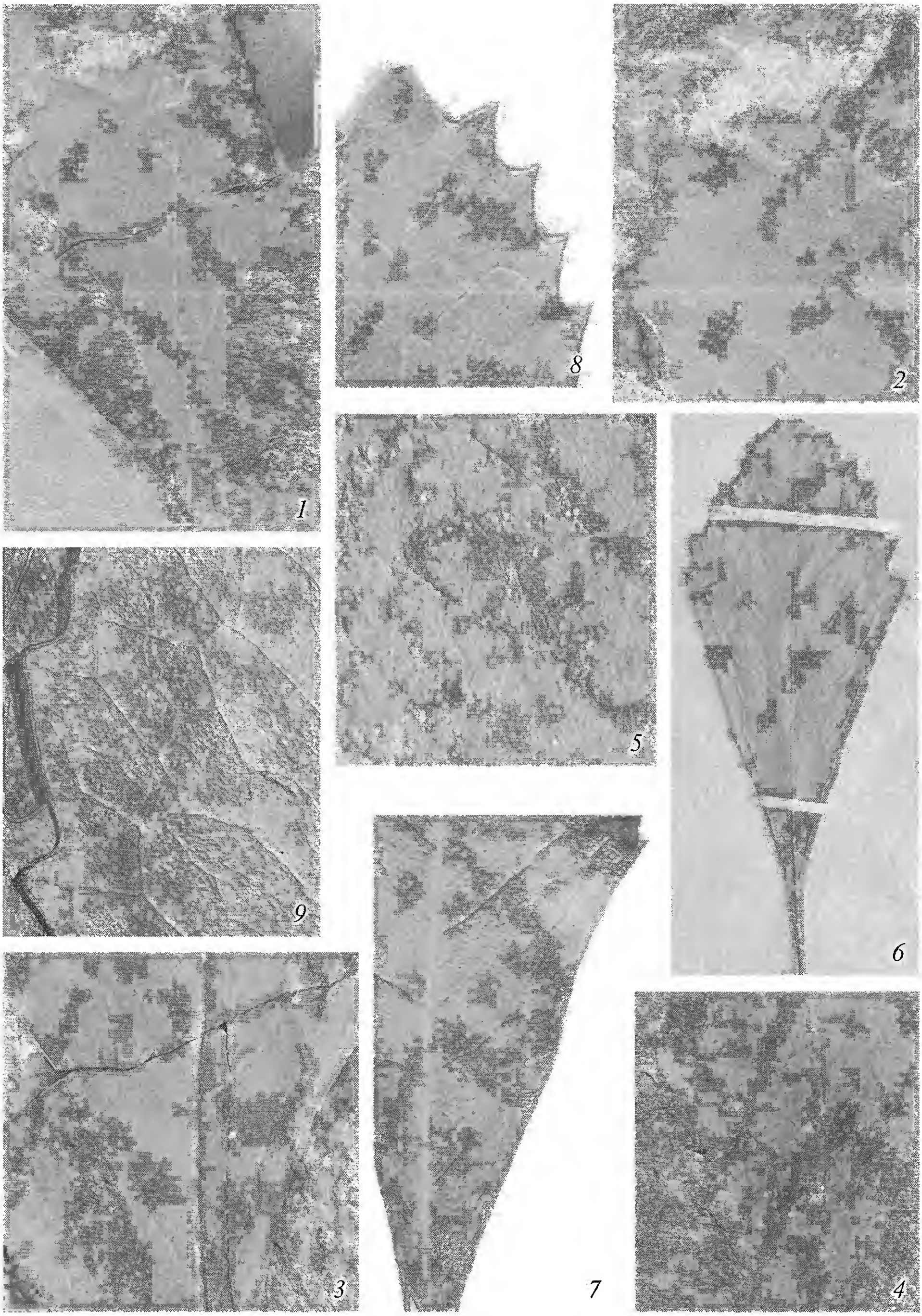


Таблица II. *Telopea palifolia* и *T. speciosissima*.

1—5 — *Telopea palifolia* Budants. sp. n., о-в Кинг Джордж, п-ов Файлдз. Колл. БИН 1534. *1—3* — отпечаток листа и деталей краевой зубчатости и жилкования, обр. 71 (голотип); *4*, *5* — обр. 147, 71а; *2—4* — ув. 3; *6—9* — *Telopea speciosissima* R. Br., лист, детали жилкования и краевой зубчатости, совр., Австралия (LE); *7*, *8* — ув. 3; *9* — ув. 5.

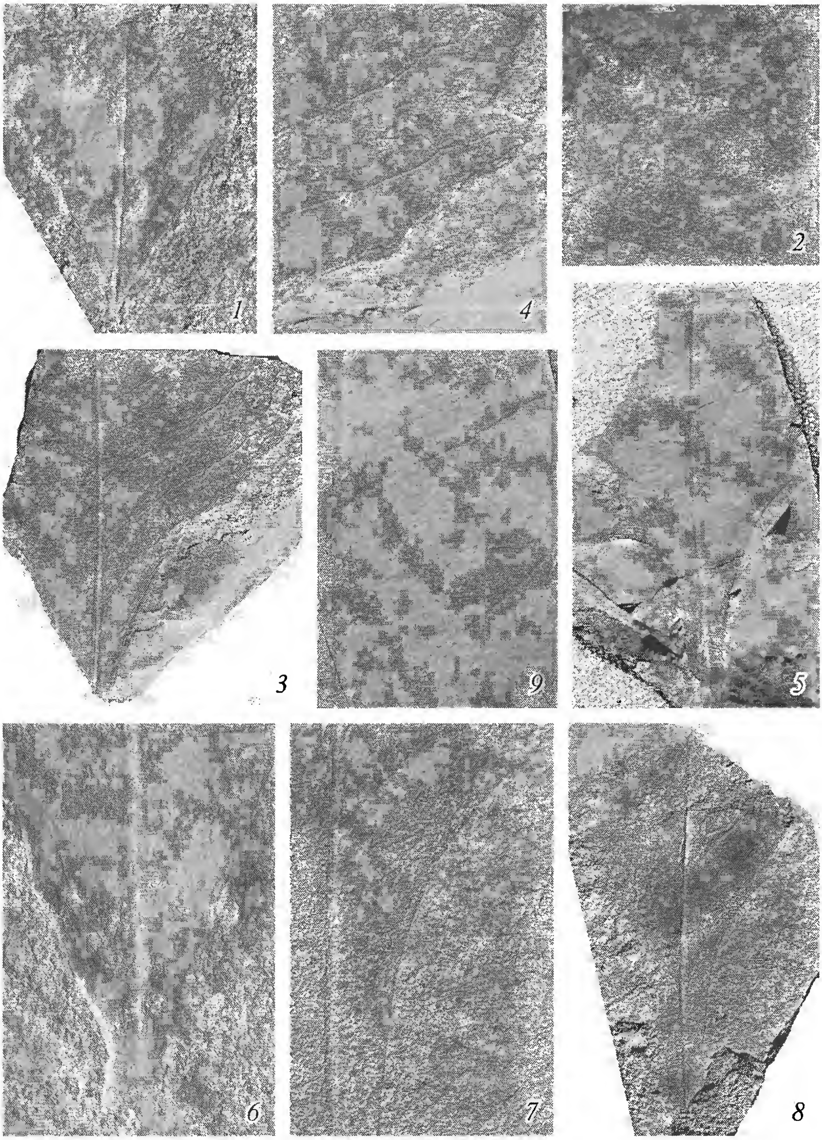


Таблица III. *Telopea palifolia*.

1—9 — *Telopea palifolia* Budants. sp. n., о-в Кинг Джордж, п-ов Файлдз. Колл. БИН 1534 — отпечатки листьев и их фрагментов, обр. 35, 147а, 166, 186; *2*, *4*, *7*, *9* — ув. 3; *6* — ув. 5.

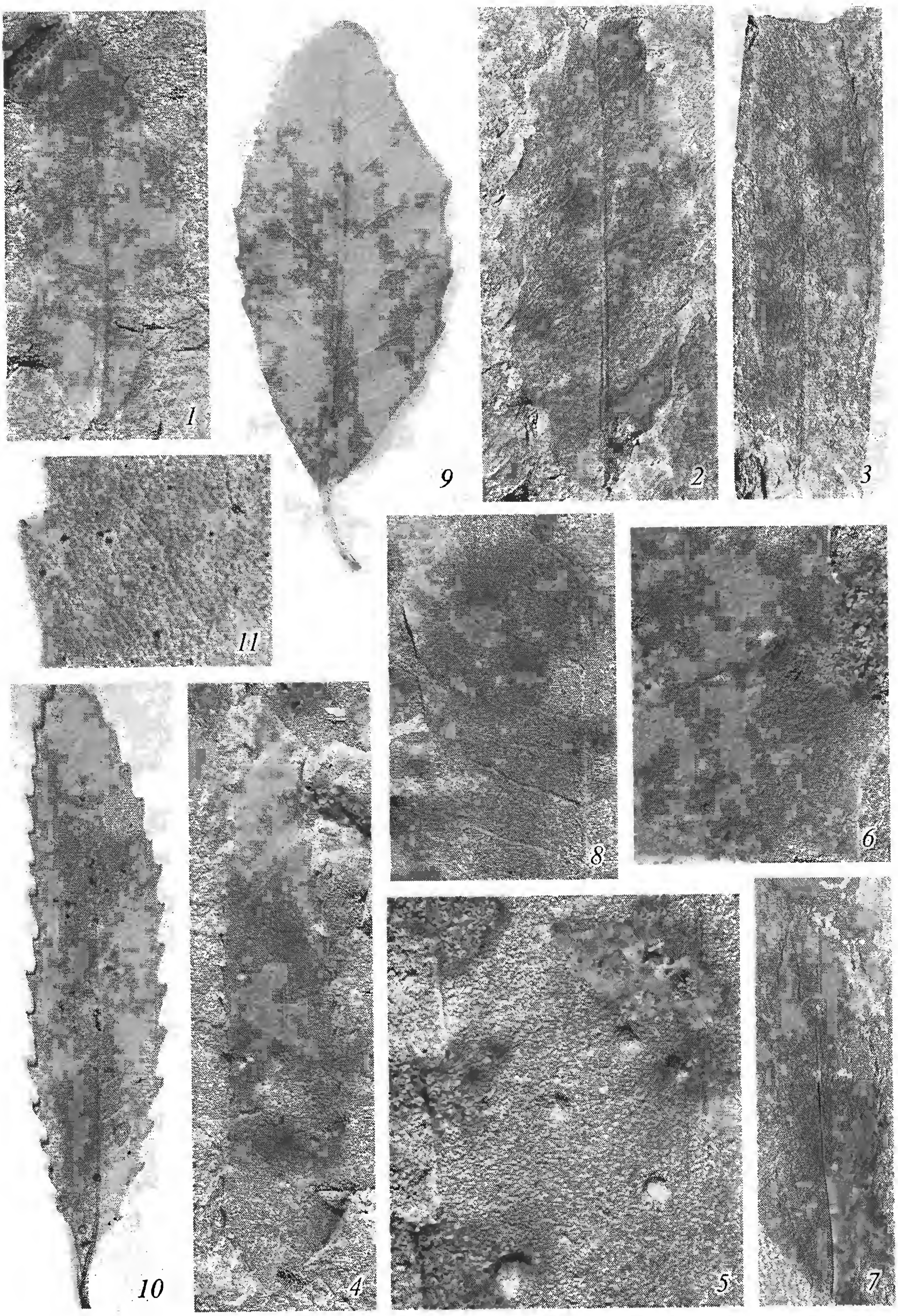


Таблица IV. *Knightia andreae* и *K. excelsa*.

1—8 — *Knightia andreae* Dusén, о-в Кинг Джордж, п-ов Файлдз. Колл. БИН 1534, отпечатки листьев и деталей краевой зубчатости, обр. 381а, 85, 299, 305, 93; *5*, *6*, *8* — ув. 3; *9—11* — *Knightia excelsa* R. Br., листья, совр., Новая Зеландия (LE); *11* — ув. 3.

в мезопонижениях рельефа с несколько более бедными и влажными почвами. В травяно-кустарничковом ярусе в сравнении с сообществами предыдущей ассоциации происходит повышение постоянства и обилия *Vaccinium uliginosum*, которая становится содоминантом *V. myrtillus*. В напочвенном покрове явно господствует *Dicranum scoparium*, появляются *Aulacomnium palustre*, латки сфагновых мхов. П. Л. Горчаковский (1966) указывал, что березовые криволесья с покровом из голубики распространены на Полярном, Приполярном и Северном Урале.

Березовые криволесья и редколесья долгомошные

Сообщества данной группы типов, которые, по данным Ю. П. Юдина (1954), в горах Урала в пределах Республики Коми практически не встречаются, были известны из одной точки в бассейне р. Щугор. На исследованной нами территории они не были столь редки, как фитоценозы лишайниковой группы типов, но менее распространены, чем березовые криволесья и редколесья зеленомошные. Отмечены на абсолютных высотах от 590 до 640 м, имели выраженную экологическую приуроченность: занимали избыточно увлажненные экотопы, располагающиеся в мезопонижениях рельефа или под снежниками на границе леса (табл. 2).

Древесный ярус, как правило, имеет простое строение. В нем выражены один либо два вертикальных полога, сложенных *Betula pubescens* изредка с примесью *Larix sibirica* или *Picea obovata*. Высота деревьев варьирует от 2—4 м в древостоях II—III классов возраста до 5—7 м в насаждениях V класса возраста, при диаметре стволов от 4—10 до 8—24 см соответственно. Сомкнутость крон обычно составляет 0.4—0.5, в некоторых случаях значение этого параметра может достигать 0.8. Число стволов варьирует от 270 до 660 шт./га. *Betula pubescens* возобновляется довольно активно, преобладающая высота подроста 1—1.5 м. Подлесок всегда имеется, в отдельных случаях его сомкнутость достигает 0.6—0.8. Чаще всего его формируют *Betula nana*, *Juniperus sibirica* и *Sorbus sibirica*, встречаются также ивы: *Salix lanata*, *S. lapponum*, *S. phylicifolia*. Облик травяно-кустарничкового яруса мало отличается от такового в сообществах березовых криволесий и редколесий зеленомошной группы типов. ОПП в большинстве сообществ составляет 60—80 %, средняя высота растений — 20—45 см. Наибольшие значения КУ зафиксированы для *Vaccinium myrtillus* (0.48), *Avenella flexuosa* (0.38), *Bistorta major* (0.25), *Solidago virgaurea* (0.22). При этом появляются более влаголюбивые виды растений, не зарегистрированные в фитоценозах ранее охарактеризованных групп типов: *Carex globularis*, *Juncus filiformis*, *Rubus chamaemorus*. Значения показателя ОПП напочвенного покрова зависят от состава травяно-кустарничкового яруса. В сообществах, где под пологом березы преобладают многолетние травы, они не превышают 30—40 %, в фитоценозах с доминированием кустарничков возрастают до 65—95 %. Наиболее обильными становятся представители рода *Polytrichum*, прежде всего *P. commune*. Из других видов зеленых мхов наиболее постоянен и обилен *Pleurozium schreberi*. Одновременно увеличивается разнообразие и участие в формировании яруса видов рода *Sphagnum* (отмечены *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. squarrosum*). Ценотические позиции кустистых лишайников из родов *Cladonia* и *Cetraria* не изменяются.

Всего в составе березовых криволесий и редколесий долгомошных зарегистрировано 59 видов сосудистых растений (показатель альфа-разнообразия данной группы составил 21 вид на 400 м^2), а также 18 видов мхов и 9 — лишайников.

На изученной территории представлены преимущественно фитоценозы 2 ассоциаций рассматриваемой группы: Montano-Betuletum lerchenfeldioso-myrtilloso-polytrichosum и Montano-Betuletum nardo-polytrichosum (табл. 3). В первой из них можно выделить 2 субассоциации: typicum и lerchenfeldiosum.

Сообщества, принадлежащие к типичной субассоциации, являются наиболее распространенными среди долгомошных березовых редколесий и криволесий. Сомкнутость травяно-кустарничкового яруса в них достигает 90 %, проективное покрытие *Vaccinium myrtillus* — 75 %. Из других видов наибольшим обилием стабильно характеризуется *Avenella flexuosa*, реже *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Juncus trifidus*, *Baeothryon cespitosum*, *Nardus stricta*. В напочвенном покрове, занимающем до 90 % поверхности, преобладает *Polytrichum commune*, изредка заметного обилия могут достигать *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*.

Фитоценозы луговиково-долгомошной субассоциации формируются на пологих склонах и в ложбинах стока в средней и верхней частях подгольцового пояса на высотах 600—630 м. Сомкнутость травяно-кустарничкового яруса относительно невысока: 30—60 % (в ложбинах стока — до 80 %). Это связано с тем, что в сообществах нередко хорошо выражен ярус *Betula nana* (сомкнутость 0.4—0.7). Явно доминирует *Avenella flexuosa*, из прочих видов к числу обильных относятся *Vaccinium myrtillus*, *Bistorta major*, *Solidago virgaurea*. Видовая насыщенность сообществ данной субассоциации выше, чем типичной. В них более разнообразны и константны злаки (*Anthoxantum alpinum*, *Deschampsia glauca*, *Phleum alpinum* и др.) и представители разнотравья (*Omalotheca norvegica*, *Ranunculus propinquus*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Veratrum lobelianum*). Мхи из рода *Polytrichum* занимают 80—90 % поверхности почвы. С учетом особенностей структуры сообщества фитоценозы с выраженным кустарниковым ярусом могут рассматриваться как вариант *Betula nana*. Сообщество, которое Ю. П. Юдин (1954) классифицировал в ранге щучково-долгомошной ассоциации, судя по приведенной характеристике, может быть отнесено к субасс. lerchenfeldiosum.

Сообщества, принадлежащие к асс. Montano-Betuletum nardo-polytrichosum, для Северного Урала описаны впервые. Они занимают экотопы, сходные по экологическим параметрам с местообитаниями луговиковых фитоценозов, однако характеризуются меньшей видовой насыщенностью (15—16 видов сосудистых растений в конкретных сообществах). В травяно-кустарничковом ярусе, ОПП которого составляет 75—85 %, явно доминирует *Nardus stricta*. Покрытие *Vaccinium myrtillus* и *Avenella flexuosa* варьирует от 5 до 20 %. Остальные виды отмечены единично и малообильны (табл. 2). Мощно развитая дернина белоуса торчащего существенно угнетает моховой покров, его ОПП не превышает 30—40 %. В нем доминирует *Polytrichum commune*, постоянно, но в меньшем обилии встречаются *Polytrichum strictum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*. Небольшие по площади пятна образуют *Sphagnum girgensohnii* и *Cetraria islandica*.

В долине р. Кожим-ю на высотах 600—610 м нами было обследовано березовое криволесье долгомошной группы типов, в составе травяно-кустарничкового яруса которого свыше 60 % ОПП приходилось на *Calamagrostis purpurea*. Древостой чистый, сформирован деревьями *Betula pubescens*, высота которых составляла 3—5 м, а сомкнутость крон — 0.4—0.6. Отмечено довольно активное возобновление березы, подрост мелкий и средний. Выражен подлесок из *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. lapponum*, *Juniperus sibirica*; сомкнутость крон 0.2. В хорошо выраженном (ОПП 80 %) травяно-кустарничковом ярусе помимо доминанта наибольшего обилия достигали *Solidago virgaurea*, *Vaccinium uliginosum*. В переувлажненных микропонижениях встречались гирофиты: *Eriophorum polystachion*, *Comarum palustre*. В напочвенном покрове при сохранении доминирования *Polytrichum commune* увеличилась до 25 % доля сфагновых мхов.

Березовые криволесья и редколесья травяные

По данным Корчагина (1940), сообщества березовых редколесий травяной группы типов занимают наибольшие площади в подгольцовом поясе Северного Урала в пределах Печоро-Илычского заповедника. Исследователь привел 8 описаний фитоценозов, которые классифицировал как 5 ассоциаций: Tortuoso-Betuletum myrtilloso-deschampsiosum, T.-B. mixto-herbosum, T.-B. cala-magrostosum, T.-B. aconitoso-calamagrostosum, T.-B. mixto-dryopteridosum. Нами установлено, что в подгольцовом поясе хр. Щука-ель-из березовые криволесья и редколесья травяные играют подчиненную роль в сложении растительного покрова по сравнению с сообществами зеленомошной группы типов, изредка встречены исключительно в долине р. Ичет-парус-ель на высотах от 540 до 650 м. В истоках и верхнем течении р. Кожим-ю на склонах хребтов Макар-из и Турын-я-нер фитоценозы травяной группы типов распространены достаточно широко. Здесь выражены пологие нагорные террасы, в мезопонижениях которых зимой скапливается большое количество снега, сносимого ветром из вышерасположенного пояса горных тундр. В силу этого в данном районе складываются более благоприятные условия для поддержания большего ценотического и видового разнообразия сообществ травяной группы типов. Ее фитоценозы располагаются на высотах 570—700 м, обычно приурочены к ложбинам стока, долинам ручьев, перегибам склонов, реже их плоским пологим участкам, чередуются с участками горных лугов и зарослями кустарников (*Juniperus sibirica*, *Salix lanata*, *S. lapponum*).

Древостои сообществ данной группы типов обычно чистые, изредка с примесью единичных деревьев *Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Sorbus sibirica*. На хр. Щука-ель-из выявлены лиственнично-березовые криволесья травяной группы типов. Общая сомкнутость крон древесного яруса варьирует от 0.3 до 0.8, чаще всего составляя 0.4—0.6, в нем выражены один-два полога. Максимальные значения высоты стволов в насаждениях VI—VII классов возраста на отметках абсолютных высот 540 м составляют 10—12 м, на высотах порядка 700 м снижаются до 3—5 м. Величина максимального диаметра стволов в зависимости от экотопа и положения сообщества над уровнем моря варьирует от 10 до 32 см. Число стволов в насаждениях III—IV классов возраста составляет 1700—1800 шт./га, к VI—VIII классам возраста снижается до 400—700 шт./га. В подросте наиболее обычна береза, отмечены также *Abies sibirica, Pinus sibirica*. Возобновление чаще слабое, преобладает мелкий и средний подрост. Среди кустарников, формирующих подлесок, наиболее постоянны *Juniperus sibirica*, *Sorbus sibirica*, *Betula nana*, *Salix lapponum*, *S. phylicifolia*, *S. glauca*. Ярус кустарников чаще разреженный, но в отдельных случаях его сомкнутость достигает 0.4—0.6. Травостой, развивающийся под пологом насаждений березы, густой (ОПП 90—95 %), нередко сформирован высокотравьем (высота 130—160 см) и отличается высоким разнообразием (средняя видовая насыщенность — 28). Наиболее константны и обильны виды горнолуговой, луговой долинной и лугово-лесной долинной эколого-ценотических групп: *Anthoxantum alpinum*, *Calamagrostis purpurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium albiflorum*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Viola biflora* и др.

Они требовательнее к обеспеченности почв влагой и элементами минерального питания, чем виды горно-тундровой и таежно-лесной эколого-ценотических групп. Мощно развитый травостой угнетает мхи и лишайники, общее проективное покрытие напочвенного покрова редко превышает 15 % (максимальные значения показателя 30—40 %). Чаще всего в березняках травяных встречаются небольшие пятна широко распространенных в районе исследований *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*. Константность лишайников существенно ниже, чем в фитоценозах лишайниковой, зеленомошной и долгомошной групп типов.

Березовые криволесья и редколесья травяной группы типов характеризуются наибольшим разнообразием сосудистых растений, которых зарегистрировано 117 видов. Величина показателя их альфа-разнообразия составила 27 видов, в конкретных фитоценозах отмечено от 12 до 46 таксонов. Зафиксировано 12 видов мхов и 6 — лишайников. Наиболее значимыми с ценотических позиций видами являются *Calamagrostis purpurea* (КУ 0.51), *Solidago virgaurea* (КУ 0.33), *Bistorta major* (КУ 0.3), *Avenella flexuosa* (КУ 0.27).

На основании анализа 25 геоботанических описаний в составе данной группы типов выделено 4 ассоциации: Montano-Betuletum lerchenfeldiosum, M.-B. calamagrostidosum, M.-B. albiflori geraniosum, M.-B. mixto-herbosum, и 1 тип сообществ — M.-B. athyriosum (табл. 3).

На хр. Турын-я-нер в местообитаниях с небогатыми кислыми нормально увлажненными почвами, приуроченных к плоским хорошо дренированным участкам пологих склонов северо-западной экспозиции, распространены фитоценозы асс. Montano-Betuletum lerchenfeldiosum. В составе травяно-кустарничкового яруса (ОПП 75—85 %, высота 20—40 см) доминирует *Avenella flexuosa*, но сохраняется значительное участие *Vaccinium myrtillus*. При этом в сравнении с сообществами других синтаксонов, где *Avenella flexuosa* играет определяющую роль в формировании нижних ярусов, обращает на себя внимание резкое снижение показателя ОПП мхов, значения которого не превышают 15 %, и увеличение как общего разнообразия сосудистых растений, так и постоянства некоторых из них (*Anthoxantum alpinum*, *Carex vaginata*, *Hieracium alpinum*, *Omalotheca norvegica*). Одновременно уменьшается значимость видов, обычных для горных тундр, прежде всего *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum*. По составу травяного покрова сообщества данной ассоциации ближе к фитоценозам мелкотравных горных лугов, нежели тундр.

Наиболее широко в подгольцовом поясе обследованных хребтов Северного Урала распространены фитоценозы травяной группы типов, которые могут быть классифицированы как асс. Montano-Betuletum calamagrostidosum. Они приурочены к местообитаниям с относительно богатыми влажными почвами, располагающимся в ложбинах стока или долинах ручьев. Травяной покров, формирующийся под пологом березы, хорошо развит (ОПП в большинстве сообществ составляет 80—98 %). По высоте растений выделяются 3—4 подъяруса. В первом, высота которого 80—110 см, помимо доминанта — *Calamagrostis purpurea* с высоким постоянством и обилием встречаются *Aconitum septentrionale*, *Angelica archangelica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia glauca*, *Milium effusum*, *Phleum alpinum*, *Veratrum lobelianum*. Во 2-м подъярусе (40—60 см) обычны *Anemonastrum biarmiense*, *Bistorta major*, *Cirsium heterophyllum*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Trollius europaeus*, в 3-м (20—30 см): *Alchemilla* sp., *Anthoxanthum alpinum*, *Avenella flexuosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Ranunculus propinquus*, *Tanacetum bipinnatum*, *Vaccinium myrtillus*. Для 4-го подъяруса (до 10 см) характерна, прежде всего, *Viola biflora*; в нем также встречаются *Trientalis europaea* и реже *Rubus arcticus*. Для территории заповедника данный синтаксон приводится Корчагиным (1940). Игошина (1952) выделяла его в составе группы ассоциаций крупнотравных березовых редколесий подгольцового пояса Среднего Урала. Горчаковский (1966), характеризуя березовые кривоствольные мелколесья Урала, привел описание ассоциации березовое криволесье крупнотравное, для сообществ которой наиболее обильным видом является вейник, и отметил, что данный синтаксон распространен на Приполярном и Северном Урале. Юдин (1954) указывал, что на западном макросклоне Урала в пределах Республики Коми фитоценозы с доминированием *Calamagrostis purpurea* встречаются южнее 64-й параллели.

В ложбинах стока и долинах ручьев на склонах хребтов Турын-я-нер и Макар-из на высотах от 580 до 650 м формируются высокотравные сообщества асс. Montano-Betuletum albiflori geraniosum. Они занимают наиболее увлажненные и богатые экотопы, граничат с горными лугами и характеризуются наибольшим видовым разнообразием среди всех сообществ травяной группы типов (в конкретных фитоценозах регистрируется до 46 видов сосудистых растений). Вертикальное строение травостоя такое же, как и в березовых криволесьях вейниковых, однако основная масса растений, в том числе доминант — *Geranium albiflorum*, сосредоточены в его втором подъярусе (50—70 см). Сравнение видового состава выделенных ассоциаций травяного типа с использованием коэффициента Стугрена-Радулеску (Шмидт, 1984), показало, что сообщества асс. Montano-Betuletum albiflori geraniosum проявляют наибольший уровень сходства с фитоценозами асс. M.-B. calamagrostidosum (значение коэффициента — 0.38). *Calamagrostis purpurea* сохраняет в березовых криволесьях гераниевых высокое постоянство, однако становится заметно менее обильным. Одновременно усиливается ценотическая роль представителей разнотравья: *Alchemilla* sp., *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lagotis uralensis*, *Melampyrum sylvaticum*, *Trollius europaeus* и др.

В. Ю. Нешатаева и В. Ю. Нешатаев (2005) для бассейна р. Собь в верхнем и среднем течении приводят асс. Betuletim geranioso-calamagrostidosum, которая, судя по описанию, во многом схода с выделяемым нами синтаксоном Montano-Betuletum albiflori geraniosum. В древостоях фитоценозов описанной в бассейне Соби асс. Parvo-Betuletum geraniosum albiflori преобладает другой вид березы, нежели в березовых криволесьях гераниевых Северного Урала — *Betula tortuosa*. Данный синтаксон можно рассматривать в отношении выделенной нами ассоциации как викарирующий.

Менее влажные экотопы занимают фитоценозы асс. Montano-Betuletum mixto-herbosum, которую для северной части Печоро-Илычского заповедника выделял еще Корчагин (1940). Высота травостоя здесь редко превышает 45—50 см. Явно выраженные доминанты отсутствуют. Ценотическое ядро синтаксона состоит из *Anemonastrum biarmiense*, *Calamagrostis purpurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Solodago virgaurea*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*. В целом видовой состав близок к таковому сообществ асс. Montano-Betuletum albiflori geraniosum (значение коэффициента Стугрена-Радулеску составляет 0.33). Юдин (1954) указывал, что сообщества данной ассоциации широко распространены на горных массивах, расположенных не только в бассейне р. Илыч, но и бассейнах рек Подчерема, Щугера (Приполярный Урал).

В подгольцовом поясе хр. Щука-ель-из нами один раз встречен фитоценоз, который может быть отнесен к типу сообществ Montano-Betuletum athyriosum. Облик довольно густого (ОПП 60—80 %) и высокого (до 100 см) травяного покрова в нем определяют папоротники (*Athyrium distentifolium*, *Dryopteris expansa*, *Ohegopteris connectilis*). Заметного обилия достигает *Vaccinium myrtillus*. Разнообразие сосудистых растений не велико — 20 видов, 13 из них встречаются в травяном покрове. Корчагин (1940) и Юдин (1954) относили сообщества с доминированием *Athyrium distentifolium* к смешанно (разно)-папоротниковой ассоциации.

Березовые криволесья и редколесья сфагновые

Сообщества данной группы типов формируются на высотах 550—650 м в экотопах с застойным увлажнением — заболоченных долинах рек и ручьев, мезопонижениях в основаниях склонов нагорных террас или под каменистыми россыпями. Здесь условия для развития деревьев менее благоприятные. Сомкнутость крон не превышает 0.5, максимальная высота стволов деревьев не более 8 м при значениях диаметра до 22 см. Выражены один или два полога, в последнем случае верхний из них более разреженный (сомкнутость не более 0.2). Число стволов варьирует от 150 до 350 шт./га. Береза возобновляется, но слабо; подрост преимущественно из категории среднего. Изредка в подросте встречаются единичные деревца *Picea obovata* и *Abies sibirica*.

Подлесок всегда имеется; сомкнутость в отдельных случаях достигает 0.3—0.5. Наиболее обычные его компоненты — ивы (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. phylicifolia*) и *Betula nana*. В некоторых случаях зарегистрирован *Juniperus sibirica*. Травяной покров хорошо развит (ОПП 70—95 %), высотой до 70—90 см. Наиболее ценотически значимыми видами в составе сфагновых фитоценозов являются *Calamagrostis purpurea* (КУ 0.56), *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.29), *Veratrum lobelianum* (КУ 0.29), *Equisetum sylvaticum* (КУ 0.28). В одном из сообществ в качестве доминанта отмечен *Juncus filiformis*. Характерной особенностью фитоценозов данного типа является присутствие влаголюбивых трав: *Caltha palustris*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Epilobium palustre*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*, *Poa palustris*. Видовая насыщенность травяного покрова варьирует от 15 до 34 видов. Для сообщества характерен сплошной покров из сфагновых мхов (*Sphagnum angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. riparium*, *S. russowii*) и *Calliergon stramineum*. На наиболее обводненных участках микрорельефа значительную роль в сложении напочвенного покрова играют *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Pseudobryum cinclidioides*.

Всего в составе березовых криволесий и редколесий сфагновой группы типов зарегистрирован 61 вид сосудистых растений, их альфа-разнообразие — 34 вида на 400 м². В напочвенном покрове выявлено 23 вида мхов и 2 — лишайников.

Сообщества рассматриваемой группы типов встречались в исследованном районе нечасто, поэтому имеющегося материала пока недостаточно для разработки их детальной классификации. Нами выявлены следующие типы сообществ: Montano-Betuletum calamagrostidoso-sphagnosum, M.-B. junco-sphagnosum, M.-B. mixto-herboso-sphagnosum (табл. 1). Ранее для территории Республики Коми была выделена лишь ассоциация березняк горно-хвощево-сфагновый (Юдин, 1954), где под пологом березы преобладает *Equisetum sylvaticum*, заметного обилия достигают *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium pungens*.

Заключение

Исследования, выполненные в 2006—2007 гг. в северной части Печоро-Илычского биосферного заповедника (бассейн среднего течения р. Илыч), позволили получить новые данные о ценотическом и видовом разнообразии березовых криволесий и редколесий, определяющих облик растительного покрова подгольцового высотного пояса гор Северного Урала. С использованием эколого-фитоценотического подхода к классификации растительности для обследованных ключевых участков в составе субформации Montano-Pubescenti Betuleta выявлено 6 типов сообществ и 8 ассоциаций, включающих 4 субассоциации и 1 вариант, принадлежащих к 5 группам типов горных криволесий и редколесий: лишайниковой, зеленомошной, долгомошной, травяной и сфагновой. Впервые для территории заповедника выявлена экотопическая приуроченность, приведена геоботаническая характеристика и оценено видовое разнообразие березовых криволесий и редколесий 3 групп типов (зеленомошной, долгомошной и сфагновой) и 6 ассоциаций. С учетом результатов предыдущих исследований в подгольцовом поясе резервата к настоящему времени известны 11 ассоциаций горных березняков. Флористический список сосудистых растений, зарегистрированных в обследованных фитоценозах, насчитывает 133 вида. Наиболее значимыми с ценотических позиций таксонами являются *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Solidago virgaurea*, *Bistorta major*, *Calamagrostis purpurea*. В изученных сообществах зафиксировано 45 видов мхов и 40 — лишайников. Для верификации выполненных типологических построений и уточнения ранга некоторых выделенных синтаксонов, более полного выявления видового разнообразия необходимо продолжение геоботанических исследований березовых криволесий и редколесий Печоро-Илычского заповедника, особенно относящихся к долгомошной и сфагновой группам типов.

Благодарности

Авторы благодарят инженера отдела флоры и растительности Севера Н. А. Семенову за помощь при проведении исследований и предоставленные сведения о лихенобиоте березовых криволесий и редколесий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.; Л., 1952. 532 с.

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Варсанофьева В. А. Геологическое строение территории Печорско-Илычского государственного заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. 1940. Вып. I. С. 5—214.

Говорухин В. С. Растительность бассейна р. Ылыча (Сев. Урал) // Тр. Об-ва изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока. М., 1929. Т. I. Вып. I. С. 7—106.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1966. Вып. 48. 270 с.

Житенев Д. В., *Серебряный М. М.* Печоро-Илычский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР / Под ред. В. Е. Соколова. М., 1988. С. 224—247.

Игошина К. Н. Растительность субальп Среднего Урала // Тр. БИН АН СССР. 1952. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 8. С. 289—354.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.

Исаченко Т. И., *Лавренко Е. М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Лавренко А. Н., *Улле З. Г.*, *Сердитов Н. П.* Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 255 с.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. М., 1940. 415 с. (Тр. Печоро-Илычского зап. Вып. II).

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю. Растительность Полярного Урала в верхнем течении реки Собь. Проблемы экологии растительных сообществ Севера / Отв. ред. В. Т. Ярмишко. СПб., 2005. С. 302—341.

Новаковский А. Б., Дегтева С. В. Эколого-ценотические группы видов в фитоценозах ландшафтов Северного и Приполярного Урала и Приуралья // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 1. С. 32—37.

Почвы Печоро-Илычского государственная заповедника (объяснительная записка к почвенной карте масштаба 1 : 200 000) / И. В. Забоева, С. В. Беляев, В. А. Попов и др. Сыктывкар, 1972.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина и др. М., 2000. 196 с.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. III. 530 с.

Справочник по климату СССР: Температура воздуха и почвы. Л., 1965. Вып. I. 360 с.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 115 с.

Таскаев А. И., Дегтева С. В. Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми: история формирования и перспективы развития // Урал: наука, экология. Екатеринбург, 1999. С. 78—98.

Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника / С. В. Дегтева, Г. В. Железнова, Д. И. Кудрявцева, Н. И. Непомилуева, Я. Херманссон, Т. П. Шубина. Екатеринбург, 1997. 385 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. М., 1956. 472 с.

Юдин Ю. П. Горные березняки // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954. Т. 3. Ч. 1. Растительный мир. С. 207—219.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1—2. P. 1—86.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Museum of Evolution, Uppsala. 2004. 359 p.

SUMMARY

The paper presents data on mountain birch forests and light forests formation obtained by phytocenological investigations in the Pechoro-Ilychsky Reserve, Northern Urals (2006—2007). Using eco-phytocoenotical approach, 6 community types and 8 associations including 4 subassociations and 1 variant of 5 mountain birch forests groups of types were revealed: lichen, moss, hair cap moss, bog moss and herbaceous. 6 syntaxa were described in the reserve for the first time. Vascular plant list of the formation comprises 133 species, with *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Solidago virgaurea*, *Bistorta major* being the most coenotically important plant species.

УДК 674.032.471.24

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 7

© О. Н. Резчикова

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СОСТОЯНИЕ *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*) В СОЧИНСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ

O. N. REZCHIKOVA. CURRENT DISTRIBUTION AND CONDITION OF *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*) IN THE SOCHI NATIONAL PARK

Кавказский государственный природный биосферный заповедник
385000 Республика Адыгея, Майкоп, ул. Советская, 187
Факс (8622) 44 52 65
E-mail: adlerzap@sochi.ru
Поступила 10.10.2007

Изложены результаты анализа современного распределения и санитарного состояния *Taxus baccata* в Сочинском национальном парке.

Ключевые слова: *Taxus baccata*, ценопопуляция, санитарное состояние, распределение, Сочинский национальный парк.

Сочинский национальный парк (СНП) расположен на южном макросклоне Главного Кавказского хребта. Тянется полосой вдоль Черного моря, от границ с Абхазией по р. Псоу на юго-востоке до р. Шепси близ г. Туапсе на северо-западе. В работе приведены сведения о распространении и современном состоянии *Taxus baccata* в СНП. Вид в прошлом подвергался массовым вырубкам, в результате чего в настоящее время он относится к категории сокращающихся в численности. Очевидна необходимость изучения и сохранения имеющихся ценопопуляций *T. baccata*.

Цель работы — оценка современного распространения и состояния *Taxus baccata* в национальном парке. В задачи исследования входило выявление мест его произрастания, оценка и анализ санитарного состояния, изучение восстановительного потенциала.

Материал и методика

Сбор материала осуществлялся на всей территории СНП в бассейнах рек Псоу, Мзымта, Псахо, Бол. и Мал. Хоста, Сочи, Зап. Дагомыс, Цусхвадж, Водопадная и Вишневка. Обследование проводилось в 36 ценопопуляциях общей площадью 82.83 га, в высотных пределах от 75 до 1500 м над ур. м.[1], на склонах различной экспозиции крутизной от 5 до 85°. Чаще всего популяции *Taxus baccata* располагались в лесах, где основными породами являлись бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky), граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), пихта кавказская (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach) и каштан посевной (*Castanea saltiva* Mill.). Иногда встречались ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* s. l.), липа кавказская (*Tilia begoniifolia* Stev.) и самшит колхидский (*Buxus colchica* Pojark.).

Taxus baccata в национальном парке произрастает как одиночными экземплярами и небольшими группами, так и относительно крупными массивами. Он образует ценопопуляции разнообразных форм и размеров: отдельные деревья, ленты и ряды деревьев, мелкие пятна или крупные бесформенные участки. Обследованию подвергался каждый экземпляр *T. baccata* на всей территории каждой ценопопуляции.

---

[1] Здесь и далее приведены высоты над уровнем моря.

Для уточнения типа леса в местах расположения ценопопуляций закладывались пробные площади (Пробные.., 1983; Методика.., 1991), в пределах которых проводилось описание всей древесной растительности, подлеска и напочвенного покрова. Также оценивалось санитарное состояние *Taxus baccata*. В соответствии с санитарными правилами в лесах РФ (Наставление.., 1993) по 6-балльной шкале, приведенной в табл. 1, для каждого дерева *Taxus baccata* в ценопопуляции определялась категория санитарного состояния. Средний балл для всей ценопопуляции вычислялся как среднее арифметическое значение с округлением до десятых.

В ходе работы определялись следующие параметры: местоположение ценопопуляций, тип леса, таксационные показатели и санитарное состояние *Taxus baccata,*

ТАБЛИЦА 1

Шкала категорий состояния деревьев

Категория деревьев	Признаки состояния деревьев по породам	
	хвойные	лиственные
1 — без признаков ослабления	Крона густая, хвоя (листва) зеленая; прирост текущего года нормального размера для данной породы, возраста, сезона и условий местопроизрастания. Стволы и корневые лапы не имеют внешних признаков поражения	
2 — ослабленные	Крона слабоажурная; хвоя зеленая, светло-зеленая или объедена (обожжена) не более чем на 1/3; прирост уменьшен не более чем на половину; усыхание отдельных ветвей, повреждение отдельных корневых лап, местное повреждение ствола	Крона слабоажурная; листва рано опадает или объедена до 25 %; прирост уменьшен до 1/2; усыхание отдельных ветвей; местные повреждения ствола и корневых лап; единичные водяные побеги
3 — сильно ослабленные	Крона сильноажурная; хвоя светло-зеленая или серая, матовая или объедена (обожжена) до 2/3; прирост очень слабый; усыхание до 2/3 кроны, повреждение корневых лап или ствола, окольцовывающие их до 2/3; попытки поселения или местные поселения стволовых вредителей; плодовые тела грибов или иные признаки сильного грибного поражения ствола	Крона сильноажурная; листва очень мелкая, светлая, рано желтеет и опадает; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание до 2/3 кроны; повреждение ствола и корневых лап на 2/3 их окружности; сокотечение на стволах и скелетных ветвях; попытки поселения стволовых вредителей, множественные водяные побеги; плодовые тела грибов на стволе
4 — усыхающие	Крона сильноажурная; хвоя серая, желтоватая или желто-зеленая, осыпается; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание более 2/3 ветвей; повреждение ствола и корневых лап более 2/3 окружности; имеются признаки заселения стволовыми вредителями	Усохло или усыхает более 2/3 кроны; повреждение более 2/3 окружности ствола и корневых лап; признаки заселения стволовыми вредителями, усыхающие водяные побеги
5 — свежий сухостой	Хвоя серая, желтая или красно-бурая, частично осыпалась; частичное опадение коры; признаки заселения или вылета стволовых вредителей	Листва усохла, увяла или отсутствует; частичное опадение коры; признаки заселения или вылета стволовых вредителей
6 — старый сухостой (прошлых лет)	Хвоя (листва) отсутствует; кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью; вылетные отверстия стволовых вредителей; под корой грибница дереворазрушающих грибов	

а также численность его популяций и их восстановительный потенциал. При анализе данных использовались методы статистики (Лакин, 1973). Латинские названия приводятся по А. С. Зернову (2006).

Результаты и их обсуждение

Результаты анализа материала представлены в табл. 2 и 3.

В табл. 2 приведена характеристика условий произрастания ценопопуляций *Taxus baccata* в бассейнах основных рек. Ценопопуляции рассмотрены в порядке движения от юго-восточных до северо-западных границ парка. В табл. 3 приведены данные о численности, санитарном состоянии в ценопопуляциях, соотношении в них особей по диаметру, а также сведения о количестве и состоянии подроста.

Бассейн р. Псоу. Из табл. 2 и 3 видно, что *Taxus baccata* в бассейне р. Псоу произрастает на высотах 500—1500 м преимущественно на южных склонах крутизной 20—45°, чаще всего в пихтовых и буковых древостоях с колхидским подлеском. *T. baccata* здесь представлен как одиночными экземплярами и небольшими группами (17 шт.), так и относительно крупными массивами (до 51 шт.) с преобладанием некрупных особей (до 20 см в диам.). Общий средний балл санитарного состояния 2.1. Подроста *T. baccata* очень мало (9 шт.). Доля жизнеспособного возобновления 67 %.

В бассейне р. Мзымта *Taxus baccata* растет на высотах 700—1185 м преимущественно на северных склонах различной крутизны (10—65°). Произрастает в буково-пихтовых и буковых лесах с колхидским подлеском. Встречаются как одиночные экземпляры и группы (24 шт.), так и многочисленные (51—200 шт.) популяции с преобладанием мелких особей (до 20 см в диам.). Состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейнах р. Мзымта удовлетворительное. Общий средний балл санитарного состояния 1.9. Следует отметить популяцию в среднем течении реки, в Ур. Глубокий Яр, где на площади в 10 га растет значительное количество крупномерных деревьев (60—128 см в диам.), находящихся в наилучшем для южного макросклона Главного Кавказского хребта жизненном состоянии. Подрост *T. baccata* в бассейне р. Мзымта встречается относительно часто, всего 86 шт. доля жизнеспособного подроста 76 %.

Taxus baccata в бассейне р. Псахо на водоразделе на высотах 350—560 м над уровнем моря, приурочен к юго-западным склонам различной крутизны (5—75°). Произрастает в основном в захламленных насаждениях с ясенем, липой, грабом, иногда каштаном и самшитом с колхидским подлеском. Встречаются одиночные экземпляры и немногочисленные (до 27 шт.) популяции с преобладанием мелких и средних особей (до 20 и 20—60 см в диам.). Общее состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейна р. Псахо хорошее, но отмечены сильные повреждения стволов у редких здесь крупномерных деревьев. Общий средний балл санитарного состояния 1.7. Возобновление редкое (31 шт.). Доля жизнеспособного подроста 74 %.

Taxus baccata в бассейне р. Бол. Хоста произрастает на высотах 250—300 м и приурочен к склонам северо-западной и юго-западной экспозиции, различной крутизны (12—50°). Произрастает преимущественно с самшитом и буком, с колхидским подлеском. Встречаются относительно немногочисленные популяции (18—35 шт.) с преобладанием средних и крупных особей (20—60 см и бо-

ТАБЛИЦА 2

Характеристика мест произрастания ценопопуляций *Taxus baccata*

№ популяции	Высота над ур. м., м	Экспозиция склона	Крутизна склона, град.	Тип леса	Подлесок	Напочвенный покров
Бассейн р. Псоу						
1	1500	ЮВ	20	Тисняк буково-пихтовый ежевичный	*Rhododendron ponticum*, *Laurocerasus officinalis*	*Polypodium vulgare*, *Rubus caucasicus*
2	1220	ЮВ	20	Буко-пихтарник папоротниковый	*Staphylea colchica*	*Dryopteris filix-mas*
3	1500	ЮВ	30	Тисняк буково-пихтовый ежевичный	» »	*Dryopteris filix-mas*, *Rubus caucasicus*, *Festuca drymeja*, *Oxalis acetosella*
4	1410	Ю	20	Пихтарник папоротниковый	*Laurocerasus officinalis*	*Rubus caucasicus*, *Dryopteris filix-mas*
5	500	ЮВ	40	Букняк грабовый папоротниковый	*Staphylea colchica*	*Matteuccia struthiopteris*, *Dryopteris filix-mas*
6	600	ЮВ	45	Букняк папоротниковый	» »	*Dryopteris filix-mas*, *Ruscus colchicus*
Бассейн р. Мзымта						
7	1270	СЗ	10	Тисняк буково-пихтовый ежевичный	*Rhododendron ponticum*, *Laurocerasus officinalis*	*Rubus caucasicus*, *Polypodium vulgare*
8	920	СЗ	40	То же	*Staphylea colchica*	*Rubus caucasicus*, *Festuca drymeja*
9	1112	З	30	» »	*Laurocerasus officinalis*	*Dryopteris filix-mas*, *Festuca drymeja*, *Oxalis acetosella*
10	1185	С	40	» »	» »	*Dryopteris filix-mas*
11	1120	З	30	» »	» »	*Rubus caucasicus*, *Dryopteris filix-mas*
12	850	ЮВ	10	Букняк грабовый папоротниковый	Отсутствует	*Matteuccia struthiopteris*, *Dryopteris filix-mas*
13	700	СВ	60	Букняк рододендроновый	*Rhododendron ponticum*	*Ruscus colchicus*
14	1000	СВ	20	Букняк папоротниковый	Отсутствует	*Matteuccia struthiopteris*, *Ruscus colchicus*
15	820	Ю	60	» »	»	*Matteuccia struthiopteris*, *Dryopteris filix-mas*
Бассейн р. Псахо						
16	560	ЮВ	15	Каштанник ясеневый папоротниковый	*Laurocerasus officinalis*	*Dryopteris filix-mas*
17	450	ЮЗ	30—65	Букняк ясенево-липовый папоротниковый	» »	*Dryopteris filix-mas*, *Urtica dioca*, *Matteuccia struthiopteris*
18	350	ЮЗ	5	Грабняк ясеневый папоротниковый	Отсутствует	*Dryopteris filix-mas*
19	350	ЮЗ	75	Самшитник буковый	*Laurocerasus officinalis*, *Staphylea colchica*	*Matteuccia struthiopteris*, *Dryopteris filix-mas*, *Ruscus colchicus*

Бассейн р. Бол. Хоста						
20	250	СЗ	20—50	Букняк ясеневый разнотравный	*Laurocerasus officinalis*	*Dryopteris filix-mas, Urtica dioca, Matteuccia struthiopteris*
21	300	ЮЗ	12	Самшитник тисовый	Отсутствует	*Ruscus colchicus*
Бассейн р. Мал. Хоста						
22	150	С	20	Грабняк ясеневый папоротниковый	*Laurocerasus officinalis*	*Dryopteris filix-mas, Matteuccia struthiopteris*
Бассейн р. Сочи						
23	300	ЮЗ	35	Тисняк самшитовый	*Laurocerasus officinalis, Staphylea colchica*	*Dryopteris filix-mas, Matteuccia struthiopteris, Ruscus colchicus*
24	500	С и Ю	5	Букняк грабовый	*Laurocerasus officinalis*	*Ilex colchica*
25	280	ЮВ	60	Букняк папоротниковый	Отсутствует	*Dryopteris filix-mas, Rubus caucasicus*
26	400	СВ и ЮВ	45—85	Букняк рододендроновый	*Rhododendron ponticum*	*Dryopteris filix-mas, Matteuccia struthiopteris, Ruscus colchicus, Urtica dioca, Rubus caucasicus*
27	220	ЮВ	15	Самшитник буково-грабовый папоротниковый	*Rhododendron luteum*	*Rubus caucasicus, Dryopteris filix-mas, Matteuccia struthiopteris*
28	280	ЮВ	30	Самшитник буковый	Отсутствует	*Dryopteris filix-mas*
29	275	СЗ	15	Грабняк ясеневый папоротниковый	*Staphylea colchica*	*Ilex colchica, Dryopteris filix-mas, Matteuccia struthiopteri*
Бассейн р. Зап. Дагомыс						
30	480	СВ	5	Фундучник ежевичный	*Corylus avellana, Staphy- lea colchica,*	*Rubus caucasicus, Ruscus colchicus*
31	450	СЗ	10	Грабняк разнотравный	*Staphylea colchica*	*Dryopteris filix-mas*
32	450	СВ	30	Самшитник грабовый	Отсутствует	*Ruscus colchicus, Rubus caucasicus*
Бассейн р. Цусхвадж						
33	160	З	30	Грабняк дубовый папоротниковый	*Staphylea colchica*	*Dryopteris filix-mas, Matteuccia struthiopteris, Ruscus colchicus, Helleborus orientalis*
Бассейн р. Водопадная						
34	130	СВ и ЮЗ	30	Грабняк дубовый папоротниковый	*Staphylea colchica*	*Ilex colchica, Ruscus colchicus, Dryopteris filix-mas*
35	75	З	30	Грабняк ясеневый папоротниковый	» »	*Dryopteris filix-mas*
Бассейн р. Вишневка						
36	125	ЮВ и СЗ	15	Грабняк дубовый папоротниковый	*Staphylea colchica*	*Dryopteris filix-mas, Ilex colchica*

ТАБЛИЦА 3

Характеристика ценопопуляций *Taxus baccata*

№ популяции	Площадь участка, га	Численность, шт.	Санитарное состояние, балл	$D_{ср.}$, см	$H_{ср.}$, см	Количество подроста, шт. (благонадежный : неблагонадежный)				Соотношение особей по диаметру, шт. (%)		
						мелкий	средний	крупный	Итого шт. / %	до 20 см	20—60 см	60 см и более
						Бассейн р. Псоу						
1	3.0	17	1.7	21.4	5.9	—	—	9 (6 : 3)	9(6 : 3)	10 (59)	7 (41)	—
2	Ед.	1	3.0	52.0	1.5	—	—	—	—	—	1 (100)	—
3	Ед.	51	1.3	14.8	4.6	—	—	—	—	42 (82)	9 (18)	—
4	Ед.	2	2.0	17.5	7.8	—	—	—	—	1 (50)	1 (50)	—
5	Ед.	2	1.5	16.0	7.8	—	—	—	—	2 (100)	—	—
6	Ед.	1	3.0	34.0	15.0	—	—	—	—	—	1 (100)	—
Итого	3.0 + ед.	74	2.1	26.0	8.6	—	—	9 (6 : 3)	9 (6 : 3) / (67 : 33	55 (76)	19 (26)	—
						Бассейн р. Мзымта						
7	15.5	200	2.2	14.6	4.9	3 (2 : 1)	15 (12 : 3)	6 (4 : 2)	24 (18 : 6)	162 (81)	26 (13)	12 (6)
8	2.5	65	1.9	15.9	5.0	—	—	9 (5 : 4)	9 (5 : 4)	48 (74)	16 (25)	1 (1)
9	3.5	92	1.3	14.8	4.6	2 (0 : 2)	1 (0 : 1)	—	3 (0 : 3)	80 (87)	4 (4)	8 (9)
10	3.0	51	2.4	17.4	5.4	5 (5 : 0)	—	2 (1 :1)	7 (6 : 1)	42 (82)	3 (6)	6 (12)
11	2.5	58	1.3	14.7	4.6	—	12 (10 : 2)	—	12 (10 : 2)	51 (88)	—	7 (12)
12	10.0	24	1.4	66.6	17.6	4 (4 : 0)	—	20 (16 : 4)	24 (20 : 4)	2 (8)	5 (21)	17 (71)
13	10.0	53	1.6	46.7	11.7	—	—	3 (2 : 1)	3 (2 : 1)	18 (34)	14 (26)	21 (40)
14	5.0	128	2.8	18.6	8.4	4 (4 : 0)	—	—	4 (4 : 0)	106 (83)	13 (10)	9 (7)
15	Ед.	2	2.0	16.0	6.0	—	—	—	—	1 (50)	1 (50)	—
Итого	52.0 + ед.	673	1.9	25.0	7.7	18 (15 : 3)	28 (22 : 6)	40 (28 : 12)	86 (65 : 21) / (76 : 24)	510 (76)	82(12)	81(12)
						Бассейн р. Псахо						
16	Ед.	2	1.5	23.0	8.8	—	—	—	—	1 (50)	1 (50)	—
17	2.0	27	1.8	37.0	7.5	10 (7 : 3)	20 (15 : 5)	1 (1 : 0)	31 (23 : 8)	14 (52)	7 (26)	6 (22)

18	Гр.	4	2.3	23.0	8.8	—	—	—	—	1 (25)	3 (75)	—
19	Ед.	1	1.0	29.0	19.2	—	—	—	—	—	1 (100)	—
Итого	2.0 + гр. + ед.	34	1.7	28.0	11.2	10 (7 : 3)	20 (15 : 5)	1 (1 : 0)	31 (23 : 8) / (74 : 26)	16 (47)	12 (35)	6 (18)

Бассейн р. Бол. Хоста

20	4.0	35	1.7	50.8	14.9	—	2 (1 : 1)	—	2 (1 : 1)	3 (9)	19 (54)	13 (37)
21	5.0	18	3.2	75.7	15.9	2 (2 : 0)	—	—	2 (2 : 0)	—	7 (39)	11 (61)
Итого	9.0	53	2.5	63.3	15.4	2 (2 : 0)	2 (1 : 1)	—	4 (3 : 1) / (75 : 25)	3 (6)	26 (49)	24 (45)

Бассейн р. Мал. Хоста

22	4.0	25	2.0	52.9	12.8	5 (4 : 1)	—	—	5 (4 : 1)	—	7 (28)	18 (72)
Итого	4.0	25	2.0	52.9	12.8	5 (4 : 1)	—	—	5 (4 : 1) / (80 : 20)	—	7 (28)	18 (72)

Бассейн р. Сочи

23	0.15	10	2.1	63.5	17.1	—	—	—	—	—	5 (50)	5 (50)
24	3.0	21	2.1	50.4	12.7	—	4 (3 : 1)	5 (3 : 2)	9 (6 : 3)	5 (24)	7 (33)	9 (43)
25	Ед.	1	1.0	12.0	3.5	—	—	—	—	1 (100)	—	—
26	0.5	8	1.6	26.5	9.9	1 (1 : 0)	3 (2 : 1)	3 (2 : 1)	7 (5 : 2)	2 (25)	6 (75)	—
27	2.0	13	2.3	20.0	8.6	1 (0 : 1)	4 (3 : 1)	—	5 (3 : 2)	7 (54)	6 (46)	—
28	Ед.	1	1.0	16.0	4.5	—	—	—	—	—	1 (100)	—
29	1.5	8	1.6	15.8	5.7	—	—	—	—	5 (62)	3 (38)	—
Итого	7.15 + ед.	62	1.7	29.2	8.9	2 (1 : 1)	11 (8 : 3)	8 (5 : 3)	21 (14 : 7) / (67 : 33)	20 (32)	28 (45)	14 (23)

Бассейн р. Зап. Дагомыс

30	Гр.	4	2.8	50.5	13.0	1 (1 : 0)	—	—	1 (1 : 0)	—	3 (75)	1 (25)
31	Ед.	1	1.0	4.0	2.5	—	—	—	—	1 (100)	—	—
32	Ед.	2	1.0	3.5	3.5	1 (1 : 0)	—	—	1 (1 : 0)	2 (100)	—	—
Итого	гр. + ед.	7	1.6	19.3	6.3	2 (2 : 0)	—	—	2 (2 : 0) / (100 : 0)	3 (43)	3 (43)	1 (14)

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

№ популяции	Площадь участка, га	Численность, шт.	Санитарное состояние, балл	$D_{ср.}$, см	$H_{ср.}$, см	Количество подроста, шт. (благонадежный : неблагонадежный				Соотношение особей по диаметру, шт. (%)		
						мелкий	средний	крупный	Итого шт. / %	до 20 см	20—60 см	60 см и более
Бассейн р. Цусхвадж												
33	3.5	17	1.1	22.5	9.6	—	2 (1 : 1)	—	2 (1 : 1)	6 (35)	11 (65)	—
Итого	3.5	17	1.1	22.5	9.6	—	2 (1 : 1)	—	2 (1 : 1) / (50 : 50)	6 (35)	11 (65)	—
Бассейн р. Водопадная												
34	1.5	12	1.3	14.0	5.6	—	1 (1 : 0)	2 (1 : 1)	3 (2 : 1)	10 (83)	2 (17)	—
35	Гр.	6	2.2	5.3	3.0	—	—	—	—	6 (100)	—	—
Итого	1.5 + гр.	18	1.8	9.7	4.3	—	1 (1 : 0)	2 (1 : 1)	3 (2 : 1) / (67 : 33)	16 (89)	2 (11)	—
Бассейн р. Вишневка												
36	0.7	10	1.8	5.5	3.5	—	—	3 (3 : 0)	3 (3 : 0)	10 (100)	—	—
Итого	0.7	10	1.8	5.5	3.5	—	—	3 (3 : 0)	3 (3 : 0) / (100 : 0)	10 (100)	—	—
Всего	82.85 + гр. + ед.	973	1.8	27.3	8.7	39 (31 : 8)	64 (48 : 16)	63 (44 : 19)	166 (133 : 33) / (80 : 20)	639 (66)	190 (19)	144 (15)

Примечание. $D_{ср.}$, см — средний диаметр *Taxus baccata* в ценопопуляции; $H_{ср.}$, м — средняя высота *Taxus baccata* в ценопопуляции; гр. — группа деревьев *Taxus baccata*; ед. — одиночные деревья *Taxus baccata*.

лее). Состояние *Taxus baccata* в обследованных районах бассейна р. Бол. Хоста, за редким исключением, неудовлетворительное. Общий средний балл состояния 2.5. Снижение показателей вызвано повреждениями деревьев молниями. Встречены обожженные, треснутые, сломанные деревья. Отмечены следы заселения древесины стволовыми вредителями и гнилые пни *T. baccata.* Иногда встречаются следы плесени на стволах. Возобновление *T. baccata* очень редкое (4 шт.). Доля жизнеспособного подроста 75 %.

Taxus baccata в бассейне р. Мал. Хоста произрастает на высоте около 150 м на некрутых (20°) склонах северной экспозиции, преимущественно в буково-грабовых лесах с колхидским подлеском. Встречаются не многочисленные (25 шт.) популяции с преобладанием средних и крупных особей (20—60 см и более). Состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейна р. Мал. Хоста, за редким исключением, неудовлетворительное. Общий средний балл санитарного состояния 2.0. Часто встречаются механические повреждения деревьев. Возобновление редкое (5 шт.). Доля жизнеспособного подроста 80 %.

Taxus baccata в бассейне р. Сочи произрастает на высотах 220—500 м на склонах различной экспозиции крутизной от 5 до 85°, в слабонарушенных буковых, грабовых и самшитовых лесах с колхидским подлеском. Встречаются как одиночные экземпляры *T. baccata*, так и немногочисленные популяции (до 8—21 шт.). Здесь произрастают сообщества *T. baccata* с почти равным количеством мелких, средних и крупных деревьев, с некоторым преобладанием деревьев среднего размера (20—60 см в диам. (табл. 3)). Состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейна р. Сочи хорошее. Общий средний балл санитарного состояния 1.7. Отмечено снижение показателей состояния по мере приближения к руслам рек, а также к населенным пунктам. Возобновление редкое (21 шт.). Доля жизнеспособного подроста 67 %.

Taxus baccata в бассейне р. Зап. Дагомыс произрастает на высотах 450—480 м, на некрутых (5—30°) склонах северной экспозиции, чаще всего в грабовых и самшитовых лесах с колхидским подлеском. Встречаются малочисленные (до 4 шт.) популяции с преобладанием мелких и средних особей (до 20 см и 20—60 см в диам.). Состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейна р. Зап. Дагомыс хорошее. Общий средний балл санитарного состояния 1.6. Возобновление очень редкое (2 шт.). Доля жизнеспособного подроста 100 %.

Taxus baccata в бассейне р. Цусхвадж произрастает на высоте 160 м на некрутых (30°) склонах западной экспозиции, чаще всего в грабово-дубовых лесах с колхидским подлеском. Встречаются немногочисленные (до 17 шт.) популяции с преобладанием средних особей (20 — 60 см). Состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейна р. Цусхвадж очень хорошее. Общий средний балл санитарного состояния 1.1. *T. baccata* в районе р. Цусхвадж отмечен одними из наивысших показателей в СНП. Возобновление очень редкое (2 шт.). Доля жизнеспособного подроста 50 %.

Taxus baccata в бассейне р. Водопадная произрастает на высотах 75—130 м на некрутых (30°) склонах различной экспозиции, чаще всего в грабовых лесах с участием дуба и иногда грабинника с колхидским подлеском. Встречаются немногочисленные (6—12 шт.) популяции с преобладанием мелких особей (до 20 см в диам.). Состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейна р. Водопадная удовлетворительное. Общий средний балл санитарного состояния 1.8. Для района характерно наличие деревьев *T. baccata* с неправильной формой стволов и крон, часто растущих по несколько штук из одного корня. Возобновление очень редкое (3 шт.). Доля жизнеспособного подроста 67 %.

Taxus baccata в бассейне р. Вишневка произрастает на высоте 125 м, на некрутых (15°) склонах различной экспозиции, в грабово-дубовых лесах с колхидским подлеском. Встречаются немногочисленные (10 шт.) популяции, представленные мелкими особями (до 20 см в диам.). Состояние *T. baccata* в обследованных районах бассейна р. Вишневка удовлетворительное. Общий средний балл санитарного состояния 1.8. Возобновление очень редкое (3 шт.). Доля жизнеспособного подроста 100 %.

В результате статистического анализа собранного материала была определена корреляционная связь санитарного состояния *T. baccata* с его диаметром (r = 0.45). По мере увеличения среднего диаметра увеличивается и средний балл санитарного состояния, т. е. ухудшается состояние *T. baccata* в ценопопуляциях. Это объясняется большей подверженностью заболеваниям крупных старых деревьев относительно молодых.

С увеличением высоты над уровнем моря уменьшается средний диаметр *T. baccata* в ценопопуляциях (r = 0.29).

Определена связь санитарного состояния *T. baccata* с высотой над уровнем моря. В некоторой степени (r = 0.11) средний балл санитарного состояния в ценопопуляциях увеличивается по мере поднятия в горы, что, возможно, объясняется отрицательным влиянием природных условий верхнегорья.

Заключение

Обследование показало, что наибольшая концентрация деревьев *Taxus baccata* наблюдается в юго-восточных и центральных районах СНП. Из обследованных ценопопуляций наиболее крупные располагаются в верховьях р. Мзымта (51—200 шт.) и р. Псоу (51 шт.). В бассейнах рек Псоу, Псахо и Сочи ценопопуляции значительно меньших размеров и встречаются реже. *T. baccata* здесь чаще произрастает группами (4—35 шт.) и отдельно растущими деревьями (1—3 шт.). Далее в северо-западном направлении встречаемость *T. baccata* сильно снижается.

Ценопопуляции с преобладанием мелких (до 20 см в диам.) деревьев *T. baccata* располагаются в бассейнах рек Псоу, Мзымта, Псахо, Водопадная и Вишневка (преобладание до 100 % (р. Вишневка)). Популяции с большей долей средних и крупных деревьев (до 130 см в диам., 28 м выс.) находятся в бассейнах рек Бол. и Мал. Хоста, Сочи, Зап. Дагомыс и Цусхвадж (до 75—100 %).

Низкие показатели санитарного состояния *T. baccata* в бассейне рек Бол. Хоста и Мал. Хоста могут быть объяснены произрастанием здесь плохо возобновляющихся ценопопуляций с преобладанием крупных старых больных деревьев (до 72 %). В верховьях рек Псоу и Мзымта, где средний диаметр *T. baccata* не превышает 22 см, снижение показателей его состояния может быть объяснено наряду с возрастными особенностями деревьев неблагоприятными условиями верхней части гор.

Можно предположить, что состояние *Taxus baccata* в значительной степени зависит от возрастных особенностей и только в некоторой — от высоты над уровнем моря места произрастания вида.

Подрост *T. baccata* в изучаемых ценопопуляциях встречается нечасто (от 1 до 31 шт. на популяцию). В одной трети популяций возобновление не обнаружено вовсе, во второй трети — в малом количестве (до 9 шт.), в последней — в количестве до 31 шт. на популяцию (верховья рек Псахо и Мзымта). Доля жизнеспособного возобновления *T. baccata* 80 % от общего обследованного подроста. Преобладает крупный и средний подрост (38 и 39 % соответственно), мелкий составляет лишь четверть (23 %).

Следует сказать о том, что аналогичные результаты были получены при анализе данных о состоянии *T. baccata* в Кавказском заповеднике на северном макросклоне Главного Кавказского хребта (Резчикова, 2008).

Благодарности

Автор выражает благодарность Б. С. Туниеву, оказавшему содействие в проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. Учебное пособие для университетов и педагогических институтов. М., 1973. 343 с.

Методика и техника работ на пробных площадях. Воронеж, 1991. 72 с.

Наставление по рубкам ухода в горных лесах Северного Кавказа. М., 1993. 80 с.

Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. ОСТ 56-69-83. М., 1983. 64 с.

Резчикова О. Н. Современное состояние тиса ягодного в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 18. Майкоп, 2008. С. 153 —161.

SUMMARY

Quite a large number of *Taxus baccata* specimens occur in the Sochi National Park (SNP), with the most density in the south-eastern and central areas of the park. The current sanitary conditions of *T. baccata* in SNP is satisfactory, depending to a considerable extent on age, and partly on the altitude oa a population above sea level. The coenopopulations of *T. baccata* in SNP are characterized by low recovery potential.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.251.04

© **Л. Н. Волошко**

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *MALLOMONAS* (*CHRYSOPHYTA*, *SYNUROPHYCEAE*) ИЗ ОЗЕР ПОЛЯРНОГО УРАЛА

L. N. VOLOSHKO. NEW TAXA OF THE GENUS *MALLOMONAS* (*CHRYSOPHYTA*, *SYNUROPHYCEAE*) FROM LAKES OF THE POLAR URAL

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: L.Voloshko@inbox.ru
Поступила 15.09.2008

Из олиготрофных ледниковых озер Полярного Урала описаны две новые разновидности золотистых водорослей из рода *Mallomonas* — *M. striata* var. *getseniae* и *M. striata* var. *balonovii*. Строение клетки, чешуек и морфология щетинки позволяют отнести их к серии *Striata* из секции *Striatae*. По структуре кремниевых чешуек var. *getseniae* и var. *balonovii* относятся к *M. striata*. Var. *getseniae* отличается от var. *striata* четко выраженной лабиринтоподобной ретикуляцией купола, более частой поперечной исчерченностью щита и присутствием длинных радиальных штрихов на задней кромке. Var. *balonovii* также характеризуется частой поперечной исчерченностью щита, но с чередованием ребер в виде темных и светлых полос. Учитывая обитание в холодных регионах России, в том числе в ледниковых озерах Полярного Урала, можно допустить, что оба описанных таксона являются редкими холодноводными разновидностями *M. striata* — var. *getseniae* и var. *balonovii*.

Ключевые слова: Полярный Урал, озера, *Chrysophyta, Synurophyceae, Mallomonas striata,* новые разновидности.

Род *Mallomonas* Perty из класса *Synurophyceae* (Andersen, 1987) включает виды с одиночными подвижными клетками с двумя жгутиками, с одним или двумя лопастными хлоропластами. Клетки покрыты панцирем из кремниевых чешуек и щетинок. Идентификация этих видов базируется на ультраструктуре кремниевых структур, особенно чешуек. В настоящее время известно около 170 видов *Mallomonas* (Asmund, Kristiansen, 1986; Péterfi, Momeu, 1996; Kristiansen, 2002) (табл. 1). В пресных водоемах России идентифицированы свыше 60 видов этого рода (Балонов, 1978; Волошко и др., 2002; Voloshko, Gavrilova, 2001; Siver et al., 2005).

Инвентаризация золотистых водорослей дает ценный материал для решения вопросов биогеографии и истории формирования альгофлоры региона Полярного Урала, находящегося на стыке Европы и Азии.

Один из характерных элементов горного ландшафта Полярного Урала — небольшие по площади многочисленные озера (рис. 1). Происхождение озер связано с последним карово-долинным оледенением, за пределами Полярного Урала подобные озера не встречаются (Долгушин, Кеммерих, 1959). Тектонические озера возникли путем заполнения поверхностными водами разломов коры, впоследствии разработанных ледниками. Они характеризуются достаточно большой протяженностью (4—12 км), значительными глубинами (20—136 м) и простыми, прямолинейными очертаниями берегов.

Исследованные озера находятся в бассейнах р. Кара и Уса. Истоками реки Кара — одного из наиболее крупных водотоков (длина 287 км) Полярного Урала — являются реки Большая и Малая Кара. Впадает р. Кара в Байдарацкую губу Карского моря. Бассейн р. Усы граничит с бассейном р. Ка-

ТАБЛИЦА 1

Внутриродовые таксоны *Mallomonas* (Kristiansen, 2002)

Серия	Секция
Planae Momeu et Péterfi, 1979	*Caudata, Matvienkoanae, Teilingianae, Peronoides*
Cucullatae Barreto, 2001	—
Multisetigerae Asmund et Kristiansen, 1986	—
Papillosae Asmund et Kristiansen, 1986	*Papillosa, Ouradiotae*
Insignes Asmund et Kristiansen, 1986	—
Retrosae Siver, 1988	—
Quadratae Momeu et Péterfi, 1979	*Allorgei, Maculatae, Fenestratae*
Alphaphorae Preisig, 1989	—
Punctiferae Asmund et Kristiansen, 1986	*Punctifera, Vannigerae*
Heterospinae Momeu et Péterfi, 1979	—
Akrokomae Asmund et Kristiansen, 1986	—
Striatae Asmund et Kristiansen, 1986	*Striata, Actinolomae, Retiferae*
Leboimeanae Asmund et Kristiansen, 1986	—
Mallomonas Kristiansen, 2002	*Alpinae, Tonsuratae, Portaferreanae, Intermediae, Corconticae, Mallomonas*
Pseudocoronatae Asmund et Kristiansen, 1986	*Pseudocoronata, Lelymenae*
Annulatae Asmund et Kristiansen, 1986	—
Torquatae Momeu et Péterfi, 1979	*Mangoferae, Eoae, Pumilae, Torquatae*
Marsupiales (Croome, Kristiansen et Tyler, 1997) Kristiansen, 2002	—
Grossae Kristiansen, 2002	—

ры. Истоками Усы, самого крупного притока (длина 680 км) р. Печоры, являются реки Большая и Малая Уса.

Район характеризуется суровыми климатическими условиями, с длительной зимой, холодным летом, очень коротким вегетационным периодом. Период с температурой выше 10 °С длится не более 40 дней. Максимальная температура воды обычно не превышает 14—15 °С. Все эти водоемы характеризуются низкой минерализацией (19—30 мг дм$^{-3}$) и удельной электропроводностью (27—44 мкмS cm^{-1}) (Биоразнообразие.., 2007). Активная реакция среды слабо кислая или почти нейтральная (рН 6.7—7.3). Состав ионов гидрокарбонатно-кальциевый. Органических веществ немного, цветность 9—17° по Pt—Co шкале, прозрачность воды 5—11 м (Долгушин, Кеммерих, 1959).

Материал и методика

В июле—августе 2004—2005 гг. на территории Полярного Урала было обследовано 9 крупных горных озер и небольшие водоемы вокруг них (рис. 1). Планктонные пробы отбирались сетью с ячеей 15 мкм из поверхностного горизонта, обрастания смывались с водных растений водой. Все собранные образцы фиксировались формалином (2 %). Изучение кремниевых чешуек и шипиков, составляющих панцирь клетки, проводилось методами трансмиссионной (ТЭМ: TESLA-BP 500 GSM 35) и сканирующей (СЭМ: JEOL JEM 100) электронной микроскопии. Из каждой пробы просматривались 3 сетки. Количество чешуек для каждой станции рассчитывалось как среднее арифметическое. Численность клеток оценивалась путем учета количества чешуек каждого вида на сетке в соответствии со шкалой обилия: 1 — редкий, 2 — обычный, 3 — часто встречающийся, 4 — обильный. В 1-ю группу были отнесены виды, чешуйки которых отмечены в количестве 1—10 экз.; 2-я группа включала 11—20 экз.; 3-я группа — 21—30 экз.; 4-я группа — > 30 экз. на сетку.

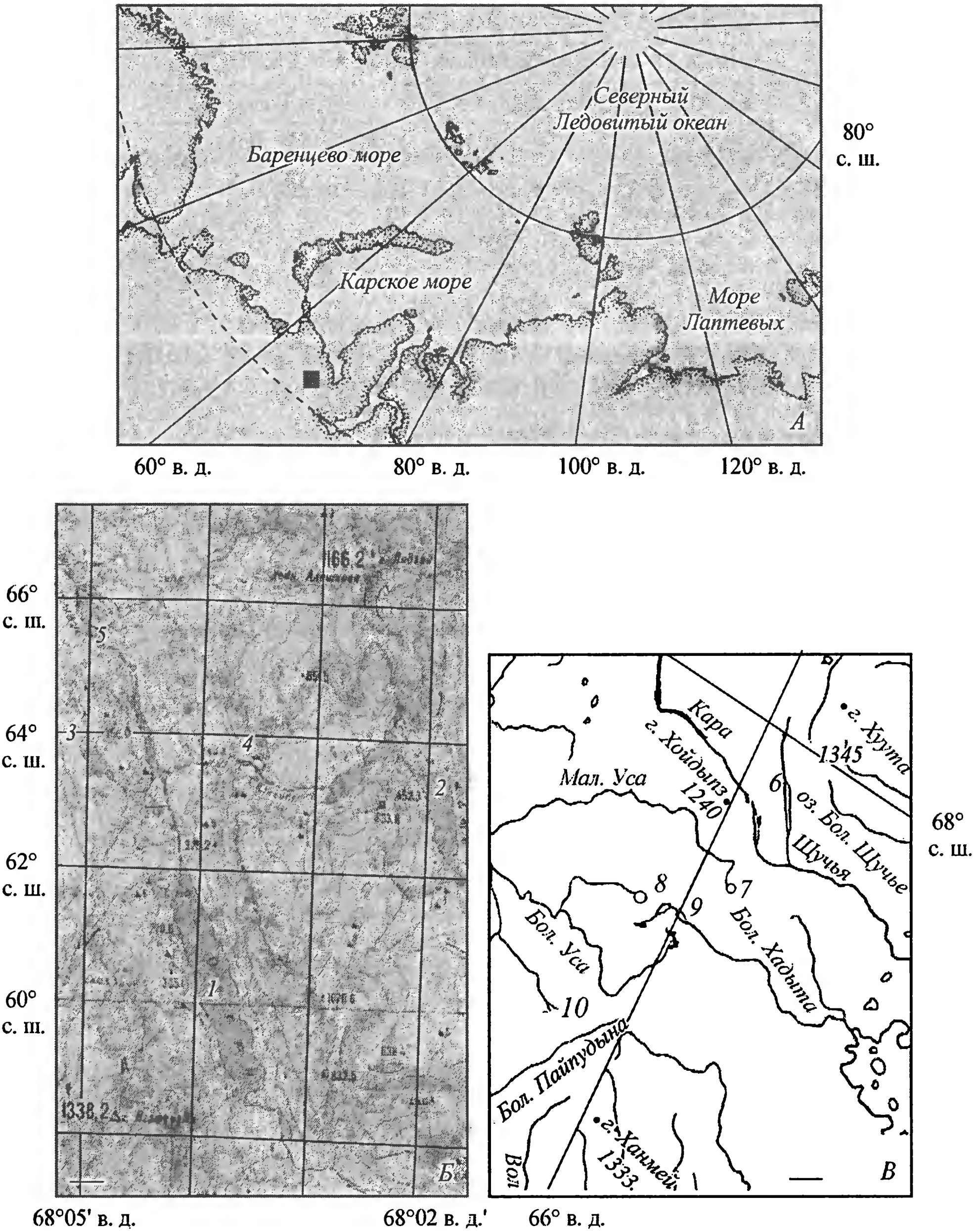


Рис. 1. Водоемы Полярного Урала.

А — север России, район исследования отмечен черным квадратом; *Б* — водоемы бассейна р. Кара: *1* — оз. Очеты, *2* — оз. Сидиямбто, *3* — Заячье озеро, *4* — ручей Сидиямбтосё, *5* — р. Очетывис; *В* — водоемы бассейна реки Уса: *6* — Большое Щучье озеро, *7* — оз. Усваты, *8* — оз. Кузьты, *9* — озера Большая и Малая Хадата, *10* — оз. Естото. Масштабная линейка: *Б* — 100 м, *В* — 10 км.

ТАБЛИЦА 2

Виды рода *Mallomonas*, найденные в водоемах Полярного Урала.

Виды	Крупные озера									Малые водоемы				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Mallomonas acaroides Perty em. Iwanov	—	—	—	—	—	—	Р	—	—	—	—	—	—	Р
M. akrokomos Ruttner	О	О	—	—	Р	—	—	Р	—	—	—	—	О	Р
M. alata Asmund, Cronberg et Dürrschmidt	—	Р	—	—	—	Р	—	—	—	—	—	Р	—	—
M. alpina Pascher et Ruttner	Б	Б	Р	Р	—	Р	Р	Р	—	—	Р	—	Б	Б
M. caudata Iwanov em. Krieger	—	—	—	—	—	—	—	—	Р	—	—	—	—	—
M. corcontica (Kalina) Peterfi et Momeu	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M. costata Dürrschmidt	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M. crassisquama (Asmund) Fott var. *crassisquama*	—	—	Б	—	—	—	—	Р	—	—	Р	—	—	О
M. crassisquama var. *papillosa* Siver et Skogstad	—	—	Ч	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ч
M. elongata Reverdin	Р	—	Р	—	Р	—	Р	—	—	—	—	—	—	—
M. intermedia Péterfi et Momeu	—	—	—	—	—	—	—	—	Р	—	—	—	—	—
M. heterospina Lund	Р	—	—	—	Р	—	—	—	Р	—	—	—	—	Р
M. papillosa Harris et Bradley	—	Р	—	—	Р	—	—	—	—	—	—	Р	—	Р
M. paludosa Fott	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Р	—
M. pillula f. *valdiviana* Dürrschmidt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Р	—	—	—	—
M. pumilio Harris et Bradley	—	—	—	—	—	Р	—	—	—	Р	—	—	—	—
M. punctifera Korshikov	—	—	—	—	—	—	—	Р	—	—	—	—	—	—
M. striata Asmund var. *striata*	О	Р	Р	—	Р	Р	Р	Р	—	—	Р	Р	—	—
M. striata Asmund var. *balonovii* Voloshko	Р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Р	—	—	Р
M. striata Asmund var. *getseniae* Voloshko	О	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Р	—	—

Примечание. 1 — оз. Очеты, 2 — оз. Сидиянбото, 3 — оз. Заячье, 4 — оз. Большая Хадата, 5 — оз. Большое Щучье, 6 — оз. Усваты, 7 — оз. Малая Хадата, 8 — оз. Естото, 9 — оз. Кузьты; 10 — озеро вблизи Очеты, 11 — озеро у перевала на Естото; 12 — ручей Очетывис, 13 — ручей Сидиямботосё; 14 — проток у оз. Б. Хадата. Встречаемость: Р — редко, О — обычно, Ч — часто, Б — обильно.

Результаты и обсуждение

Район исследований

Флора золотистых водорослей водоемов в уникальной олиготрофной системе озер Полярного Урала достаточно разнообразна и обильна и включает 46 видов из 7 родов: *Mallomonas*, *Synura*, *Paraphysomonas*, *Spiniferomonas*, *Chrysosphaerella*, *Dinobryon* и *Hydrurus* (Волошко, 2007). В составе рода *Mallomonas* в этом регионе отмечено 20 таксонов (табл. 2), из которых две разновидности *Mallomonas striata* описываются в настоящей статье, как новые для науки.

1. Mallomonas striata var. balonovii Voloshko var. nov. (Sectio *Striatae* Asmund et Kristiansen 1986, Series *Striata*).

Cellulae ovales. Squamae subovalis, subassimetricis cum curvatures lateralibus. Limbis anteriorius perfecti, alati. Lamina basalis sine poris, 6—8 poris in gregibus haud magnis basi acutangulatae costae V-formis. Costae anterioriae submarginales perfectae. Scutum cum 20—22 costis curvatis transversalibus, quae densitas electronica in fascis obscure et dilute regulariter alternantibus. Limbis anterioribus alatae, 3—5 striatis radialis. Limbis posterioribus circa 20 striatis latis et leviter visibilis. Marginum posteriorum leviter 0.3 µm lat., tenuiter lineolatum. Cupula magna, suborbiculata, laevis, una dimidia ejus poris parvis. Setae longae, tubulosae, cum dentis unicum parvum subapicalum. Stomatocystae ignotae.

Dimensiones: cellulae 20—26 × 15—18 µm, flagellum 18—20 µm, squamae 4.8 6.1 × 2.1—3 µm, setae 10—15 µm longae.

Typus: Rossia, montes Uralensis Polaribus, lacus Ochety et Kusty, august 2004; plankton et in obductionibus vegetalibus. In collectionem laboratorii algologii Instituti Botanici nom. V.L. Komarovii St. Petersburg conservata.

Клетки овальные, 20—26 мкм дл., 15—18 мкм шир. Жгутик 18—20 мкм дл. Чешуйки почти эллиптические, 4.8—6.1 мкм дл., 2.1—3 мкм шир., несколько асимметричные, с боковыми искривлениями (рис. 2, *2, 3*). Передние кромки хорошо раз-

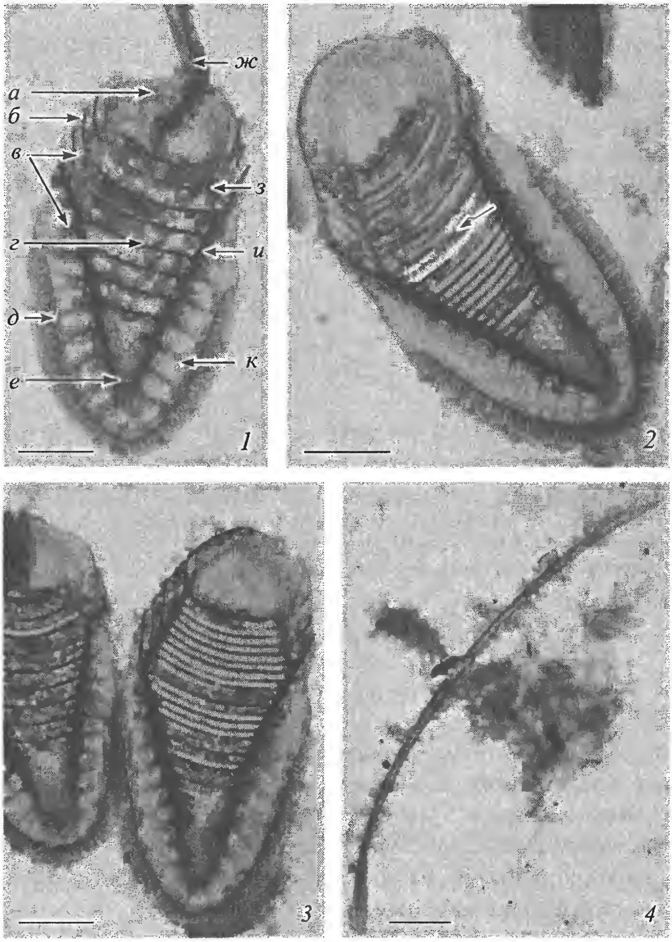


Рис. 2. *Mallomonas striata* var. *striata* (*1*) и *M. striata* var. *balonovii* (*2—4*).

1 — *M. striata* var. *striata*: *а* — купол, *б* — крыловидная передняя кромка, *в* — штрихи на кромках, *г* — ребра на щите, *д* — ободок кромки, *е* — капюшон, *ж* — основание щетинки, *з* — переднее субмаргинальное ребро, *и* — заднее субмаргинальное ребро, *к* — задняя кромка. *2—4* — *M. striata* var. *balonovii*: *2* — чешуйка, стрелкой отмечены остатки вторичного материала, *3* — чешуйки, *4* — щетинка. Масштабная линейка — 1 мкм.

виты, крыловидные. Поры на базальной пластинке отсутствуют, группа из 6—8 небольших пор располагается в основании остроугольного V-образного ребра. Передние субмаргинальные ребра хорошо развиты. На щите 20—22 изогнутых поперечных ребра, электронная плотность которых правильно чередуется в виде темных и светлых полос, вероятно, из-за разной высоты ребер. Передние кромки крыловидные, с 3—5 радиальными штрихами. На задних кромках около 20 толстых и слабо заметных штрихов. Ободок кромки 0.3 мкм шир., тонко исчерчен. Купол крупный, почти округлый, гладкий, одна половина его с мелкими порами. Щетинки длинные, 10—15 мкм, трубчатые, с одним небольшим субапикальным зубцом (рис. 2, *4*). Стоматоцисты не найдены.

Тип: Россия, Полярный Урал, озера Очеты и Большая Хадата, август 2004—2005 гг. Хранится в коллекции Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, г. С.-Петербург.

Местообитание: планктон и в составе растительных обрастаний.

Распространение: озера Полярного Урала.

Таксон назван в честь Ильи Моисеевича Балонова, первого исследователя ультраструктуры золотистых водорослей в водоемах России.

2. Mallomonas striata var. getseniae Voloshko var. nov. (Sectio *Striatae* Asmund et Kristiansen 1986, Series *Striata*).

Cellulae ovales. Squamae ellipticis cum curvatures lateralibus. Cupula triangularis vel orbiculata, cum reticulis labyrintheis. Lamina basalis sine poris, excepte gregibus 8—10 poris magnis in angule costae V-formis. Costa V-formis, acutangulata et cuculliformis. Limbis anterioribus perfectae, alatae, 5—6 striatis et margin ibus undulatis. Scutum 15—17 costis curvatis transversalibus. Limbis posterioribus, latae, areolata, 18—22 striatis radialis longis et angustis. Limbis posterioribus striatis latius quam costae in scutum dispositi. Marginum posteriorum angustum, 0.2 μm lat., tenuiter lineolatum. Setae tubulosae, cum dentis unicum parvum subapicalum. Stomatocystae ignotae.

Dimensiones: cellulae 26—32 × 18—20 μm, flagellum 20—23 μm, squamae 6—8 × 3.2—5 μm, setae 10—15 μm longae.

Typus: Rossia, montes Uralensis Polaribus, lacus Ochety et Bolchaja Chadata, august 2005; plancton et in obductionibus vegetalibus. In collectionem laboratorii algologii Instituti Botanici nom. V. L. Komarovii St. Petersburg conservata.

Клетки овальные, 26—32 мкм дл., 18—20 мкм шир. Жгутики 20—23 мкм дл. Чешуйки эллиптические, 6—8 мкм дл., 3.2—5 мкм шир., с боковыми искривлениями. В задней части клетки чешуйки более узкие, немного асимметричные (рис. 3, *1, 2*). Чешуйки с треугольными или округлыми куполами с лабиринтоподобной ретикуляцией. Поры на базальной пластинке (щите) отсутствуют, за исключением группы из 8—10 крупных пор в углу V-образного ребра. V-образное ребро остроугольное, с капюшоном. Передние кромки хорошо развиты, крыловидные, с 5—6 штрихами и волнистыми краями. На щите — 15—17 изогнутых поперечных ребер, почти каждое второе из них продолжается в ребро передней и задней кромки. Задние кромки широкие, ареолированные, с 18—22 длинными и узкими радиальными штрихами. Штрихи на задней кромке располагаются более широко, чем ребра на щите. Ободок кромки узкий, 0.2 мкм шир., тонко исчерчен. Щетинки трубчатые с одним небольшим субапикальным зубцом, 10—15 мкм дл. Стоматоцисты не найдены.

Тип: Россия: Полярный Урал, озера Очеты и Кузьты, август 2004 г. Хранится в коллекции Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова, г. С.-Петербург.

Местообитание: планктон и в составе растительных обрастаний.

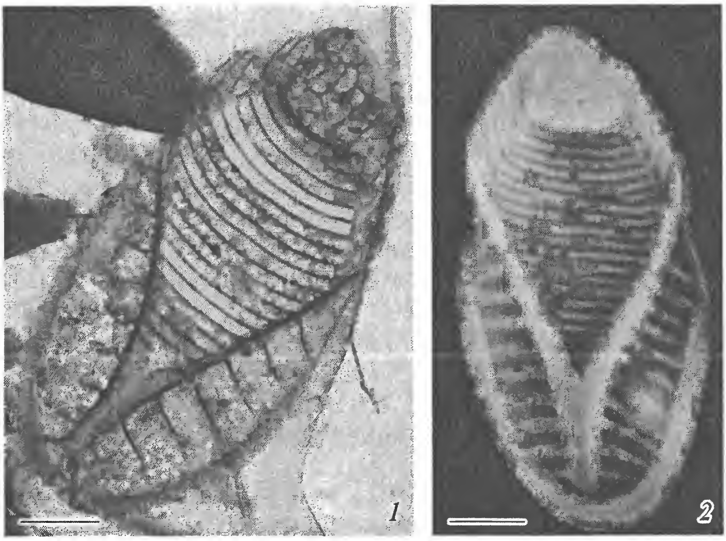


Рис. 3. *Mallomonas striata* var. *getseniae*.
Чешуйки: *1* — ТЭМ, *2* — СЭМ. Масштабная линейка — 1 мкм.

Распространение: водоемы холодных регионов России: Хантайское водохранилище (нижнее течение р. Енисей) (Балонов, Кузьмина, 1986, как *Mallomonas* sp.), оз. Байкал (Воробьева и др., 1992, как *Mallomonas striata* var. *striata*), п-ов Таймыр (Kristiansen, 1997, как *Mallomonas striata* var.?) и Полярный Урал: озера Очеты и Кузьты (Волошко, 2007).

Название разновидности дано в честь Маргариты Васильевны Гецен, известного исследователя флоры водорослей водоемов Восточно-Европейских тундр.

В составе рода *Mallomonas* выделено 19 секций (табл. I) (Kristiansen, 2002), одна из которых, *Striatae*, характеризуется присутствием поперечных ребер на щите кремниевой чешуйки панциря клетки, обычно отсутствием на нем папилл, кромками чешуйки с ребрами. Щетинки краспедодонтные, т. е. с зубчатостью. Эта секция включает 13 видов и разновидностей, которые подразделяются на три серии: *Striata*, *Actinolomae* и *Retiferae.* Основные отличия сводятся к следующему: в первых двух сериях (*Striata* и *Actinolomae*) купол и щит чешуйки без папилл, а в серии *Retiferae* — с папиллами. Передние кромки *Striata* и *Actinolomae* хорошо развитые или крыловидные, а *Retiferae* — малозаметные. Поперечные ребра на щите в сериях *Actinolomae* и *Retiferae* отходят только от передних кромок, а в серии *Striata* — как от передних, так и задних кромок.

Оба новых таксона несомненно принадлежат секции *Striatae* и серии *Striata.* Серия *Striata* в настоящее время включает 6 видов — *M. striata, M. flora, M. pseudocratis, M. cratis, M. asmundii* и *M. kristensenii*, клетки которых по всей поверхности густо покрыты щетинками. Передние и задние кромки чешуек панциря этих видов с более или менее выраженными и равномерно расположенными ребрами, радиально отходящими от V-образного ребра. Чешуйки *M. pseudocratis* с передними субмаргинальными ребрами в виде крыла вокруг купола чешуйки. У *M. striata* и *M. flora* передние субмаргинальные ребра не образуют крыла вокруг купола, а у *M. cratis, M. asmundii* и *M. kristensenii* передние субмаргинальные ребра вообще редуцированы. По структуре кремниевых чешуек var. *getseniae* и var. *balonovii* наиболее близки к *M. striata* и *M. flora,* у которых нет крыла вокруг купола чешуйки, но в отличие от *M. flora* на чешуйках описываемых таксонов в углу V-образного ребра отсутствует структура в виде цветка. Таким образом, оба описываемых таксона по структуре чешуйки можно отнести к виду *M. striata.* Помимо типовой разновидности *M. striata* включал до настоящего времени единственную разновидность var. *serrata*, который отличается от var. *striata* наличием зубцов вдоль края щетинки. Щетинки новых таксонов гладкие, трубчатые, с одним небольшим субапикальным зубцом.

Var. *getseniae* отличается от var. *striata* более крупными клетками и чешуйками, четко выраженной лабиринтоподобной ретикуляцией купола, более частой поперечной исчерченностью щита и присутствием длинных и узких радиальных штрихов на задней кромке. Как было упомянуто выше, чешуйки var. *getseniae* ранее уже отмечались в холодных регионах России: в Хантайском водохранилище (нижнее течение р. Енисей), в оз. Байкал и водоемах п-ова Таймыр (Балонов, Кузьмина, 1986; Воробьева и др., 1992; Kristiansen, 1997). J. Kristiansen впервые предположил, что опубликованная им чешуйка представляет новую разновидность *Mallomonas striata*, но из-за недостаточности материала не смог описать ее.

Var. *balonovii*, как и var. *getseniae*, характеризуется более частой поперечной исчерченностью щита, но с чередованием ребер в виде темных и светлых полос (вероятно, из-за их разной высоты). Штрихи на задней кромке слабо заметные и широкие.

Учитывая местообитания в холодных регионах России, в том числе и в ледниковых озерах Полярного Урала, можно предположить, что оба описанных таксона являются редкими холодноводными разновидностями *M. striata* (var. *getseniae* и var. *balonovii*).

Благодарности

Выражаю благодарность К. Л. Виноградовой за ценные замечания при подготовке рукописи к печати. Латинские диагнозы новых таксонов рода *Mallomonas* составлены с помощью А. Е. Грабовской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Виды рода *Mallomonas* Perty (*Chrysophyta*) в водоемах бассейна Волги // Биология и систематика низших организмов. Л., 1978. С. 76—102.

Балонов И. М., Кузьмина А. Е. Золотистые водоросли // Гидрохимические и гидробиологические исследования водоема Хантайского водохранилища. Новосибирск, 1986. С. 59—70.

Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Отв. ред. М. В. Гецен. Сыктывкар, 2007. 252 с.

Волошко Л. Н. Золотистые водоросли // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. Сыктывкар, 2007. С. 57—69.

Волошко Л. Н., Гаврилова О. В., Громов Б. В. Разнообразие золотистых водорослей (*Paraphysomonadaceae, Mallomonadaceae, Synuraceae*) в Ладожском озере и его регионе // Альгология. Киев. 2002. Т. 12. № 2. С. 25—35.

Воробьева С. С., Бондаренко Н. А., Карпов С. А. и др. К изучению видового состава *Chrysophyta* озера Байкал // Альгология. 1992. Т. 2. № 3. С. 68—72.

Долгушин Л. Д., Кеммерих А. О. Горные озера Приполярного и Полярного Урала // Изв. АН СССР. Сер. геогр. наук. 1959. № 5. С. 76—82.

Andersen R. A. The *Synurophyceae* classis nov., a new class of algae // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. P. 337—353.

Asmund B., Kristiansen J. The genus *Mallomonas* (*Chrysophyceae*). A taxonomic survey based on the ultrastructure of silica scales and bristles // Opera Botanica. 1986. Vol. 85. P. 1—128.

Kristiansen J. The genus *Mallomonas*. A taxonomic survey based on the ultrastructure of silica scales and bristles // Opera Botanica. 2002. Vol. 139. 218 p.

Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia // Nova Hedwigia. 1997. Vol. 65. P. 337—351.

Péterfi L. S., Momeu L. Three Ruma nian *Mallomonas* species (*Synurophyceae*), with special distribution patterns / Ed. by J. Kristiansen. Biogeography of freshwater algae. Hydrobiologia 336 (Dev. Hydrobiol. 118). 1996. P. 143—150.

Siver P. A., Voloshko L. N., Gavrilova O. V., Getsen M. V. The Scaled Chrysophyte Flora of the Bolshezemelskaya Tundra (Russia) // Beih. Nov. Hedw. 128. 2005. P. 126—150.

Voloshko L. N., Gavrilova O. V. A checklist of silica-scaled chrysophytes in Russia with an emphasis on the flora of Lake Ladoga // Beih. Nov. Hedw. 122. 2001. P. 147—167.

SUMMARY

Two new taxa of *Mallomonas* (*M. striata* var. *getseniae* и *M. striata* var. *balonovii*) are described from oligotrophic lakes in the Polar Ural. Cells, scales and bristle morphology all indicate that these taxa should be placed within the series *Striata* of the section *Striatae.* The new taxa are most closely related to *M. striata* var. *striata. M. striata* var. *getseniae* differs from var. *striata* by presence of a labyrinth-like reticulum on the scale dome, more frequent spaced transverse ribs on the shield, and by long struts on the posterior flange. Var. *balonovii* is characterized by presence on the shield of regularly alterated transverse ribs with different electronic dense. It is supposed that both described taxa are rare arctic varieties of *M. striata.*

УДК 561 Бот. журн., 2009 г., т. 94. № 7

© **Л. Ю. Буданцев**

ПРОТЕЙНЫЕ (*PROTEACEAE*) В ТРЕТИЧНОЙ ФЛОРЕ ОСТРОВА КИНГ ДЖОРДЖ (ЮЖНЫЕ ШЕТЛАНДСКИЕ ОСТРОВА, АНТАРКТИКА)

L. Yu. BUDANTSEV. *PROTEACEAE* IN THE TERTIARY FLORA OF KING GEORGE ISLAND (SOUTH SCHETLAND ISLANDS, ANTARCTICA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 08.12.2008

На о-ве Кинг Джордж сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН — участниками Антарктических экспедиций — в разные годы собрана обширная коллекция остатков ископаемых третичных растений, среди которых видное место занимают протейные из родов *Lomatia* R.Br., *Telopea* R.Br., *Knightia* R. Br. Приведено номенклатурное описание видов этих таксонов. Даны краткие сведения об истории изучения антарктической палеофлоры в связи с расселением древних растений в Южном полушарии.

Ключевые слова: *Proteaceae*, третичная флора, Антарктика, о-в Кинг Джордж.

Устойчивый интерес к ископаемым флорам стран Южного полушария не ослабевает со времени основополагающих палеоботанических исследований здесь в середине XIX столетия. К тому времени были уже обнародованы капитальные труды основателей современной палеоботаники Франца Унгера, Освальда Гера, Константина Эттинсгаузена и др. по богатым и разнообразным третичным флорам Европы. В этих флорах было обнаружено много таксонов, современные ареалы которых либо целиком, либо большей частью расположены южнее экватора. «Австралия в Европе!», — воскликнул Ф. Унгер, открывая свою знаменитую работу «Neu-Holland in Europa» (Unger, 1861), давшую начало многолетней дискуссии на эту тему. F. Unger привел список «южных» растений в палеофлорах Европы, включающий 170 таксонов. Из них 77 имеют современных аналогов во флоре Австралии. Особенно разнообразны представители сем. *Proteaceae* — виды родов *Protea, Persoo-*

nia, Grevillea, Hakea, Lambertia, Knightia, Embotrium, Lomatia, Banksia, Dryandra. Несмотря на спорный характер многих определений протейных в европейских третичных флорах, факт их присутствия здесь и теперь не вызывает обоснованных сомнений, поэтому проблема вероятных направлений и путей миграций «южных» растений в Северном полушарии, а также в странах к югу от экватора остается актуальной. Факты дизъюнкции ареалов многих современных растений между Южной Америкой, Южной Африкой, Австралией, Океанией не могут найти рациональных решений в рамках их географического положения в нашу эпоху. Обсуждая эту проблему, Э. Берри напомнил слова Ч. Дарвина, сказанные им столетие назад, что «совершенно напрасны попытки объяснить происхождение и распространение современных организмов без учета их геологической истории» (Berry, 1938 : 32).

Дискуссия «Австралия в Европе» способствовала усилению интереса европейских и американских палеоботаников к изучению меловых и третичных флор стран Южного полушария, Южной Америки в частности. Уже во второй половине XIX в. появились крупные исследования в этом направлении, выполненные европейцами C. Ettingshausen и H. Engelhardt по ископаемым флорам Боливии, Чили и другим. Но пальма первенства в изучении южноамериканских третичных флор безусловно принадлежит крупнейшему североамериканскому палеоботанику Эдварду Берри. Между 1917 и 1937 гг. E. Berry опубликовал более 60 работ по палеофлорам разных стран Южной Америки. Эти исследования показали, что связующим звеном в географии расселения растений, особенно в конце мелового— третичном периодах, являлась Антарктида, Антарктическим п-овом с прилегающими островами наиболее близкая к южной оконечности Америки. Дарвин не исключал возможности рассматривать Антарктику как центр или один из транзитных путей расселения организмов. Этой точки зрения придерживались также известные знатоки южных флор и фаун J. D. Hooker и A. R. Wallace (Hill, 1929).

Уже первые научные экспедиции к берегам Антарктиды в конце XIX—начале XX в. открыли остатки былой богатой и разнообразной лесной растительности, некогда заселявшей ныне ледяные пустыни этого материка. Наиболее ценные для ботанической истории материалы были собраны в третичных отложениях на крайнем севере Антарктического п-ова, на о-ве Сеймур (Seymour) и о-ве Кинг Джордж (King George) из группы Южных Шетландских островов.

Не вдаваясь глубоко в историю изучения Антарктики и ее геологического прошлого, можно отметить, что палеоботаническим исследованиям здесь всегда уделялось повышенное внимание. Широкую известность получила работа P. Dusén (1908) — одна из первых работ по третичной флоре Антарктики, посвященная комплексу ископаемых растений с о-ва Сеймур, собранных во время Шведской Южнополярной экспедиции под руководством О. Норденшельда в 1901—1903 гг. Dusén, при поддержке известного шведского палеоботаника A. G. Nathorst описал и изобразил 87 видов и морфотипов третичных растений — папоротников, хвойных и покрытосеменных. В их числе виды *Araucaria* (*Araucariaceae*), *Drimys* (*Winteraceae*), *Myrica* (*Myricaceae*), *Nothofagus* (*Fagaceae*), *Lomatia, Knightia* (*Proteaceae*), *Mollinedia, Laurelia* (*Monimiaceae*), несколько отпечатков листьев покрытосеменных неясного систематического положения и папоротников из родов *Polypodium, Alsophylla, Taeniopteris, Asplenium, Pecopteris, Sphaenopteris.* Основательные исследования по ископаемым древесинам с островов Сеймур и Сноу Хилл были выполнены Gothan (1908).

В последние десятилетия заметный вклад в изучение антарктической позднемеловой и третичной палеофлоры внесли исследования польских ученых, в частности палеоботаника E. Zastawniak. Ею описаны палеофлористические комплексы из разных местонахождений на островах Кинг Джордж и Сеймур, пополнившие общий список ископаемых растений рядом новых таксонов (Zastawniak, 1981, 1994). Большой интерес, особенно при рассмотрении антарктических протейных, представляет работа C. C. Gonzalez et al., 2007 по находкам ископаемых протейных в Аргентине, оказавшихся очень близкими к описанным ниже таксонам этой группы растений с о-ва Кинг Джордж.

По предварительным определениям, в нашей коллекции сохранились, помимо протейных, остатки листьев, облиственных побегов и фруктификаций, вероятно принадлежащих представителям папоротников из родов *Polystichum, Asplenium (?Davallia), Thyrsopteris, Lophosoria, Gleichenia,* хвойных — *Podocarpus, Saxegothaea, Fitzroya?,* цветковых — *Laurophyllum, Myrica, Nothofagus, Sterculia, Passiflora, Laurelia, Myrtophyllum, Smilax* и ряд других.

Коллекция ископаемых растений с о-ва Кинг Джордж насчитывает около 400 образцов, хранится в Лаборатории палеоботаники БИН РАН под № 1534.

ОПИСАНИЯ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

PROTEACEAE

Lomatia R. Br.

L. preferruginea Berry

Табл. I, *1—10*

1938. *Lomatia preferruginea* Berry. Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina: 68, pl. 14, fig. 5—7; — 2007. Gonzales, Gandolfo and oth. Revision of the Proteaceae...: 243, fig. 3, A-J.

Лектотип: отпечаток листа, Gonzales, Gandolfo and oth. (cit.): fig. 3 A.

Листья перисто-сложные, листочки 1.5—5 см дл., 1—1.5 см шир., непарно-перисто-рассеченные, продольно асимметричные, в основании суженные, низбегающие на короткий черешок, на верхушках острые, остроконечные, по краю зубчатые, зубцы крупные, иногда с дополнительными зубчиками, остроконечные. Жилкование листочков перистое, кампто- и краспедодромное; к межзубцовым выемкам подходят короткие боковые жилки, вильчато разветвленные, огибающие основание выемок. Жилки более высоких порядков образуют сеточку с разновеликими замкнутыми ячейками.

Отпечатки листьев с о-ва Кинг Джордж практически идентичны типовым экземплярам этого вида, описанным Berry (1938) из эоценовых отложений Rio Pichelefu на северо-западе Аргентины, дополненных позднее образцами из соседнего района Laguna del Hunco (Gonzales et al., 2007). При первом описании вида Берри, сравнив ископаемые листья с современным чилийским видом *Lomatia ferruginea* R. Br., отметил их близкие морфологические признаки, но указал на более жесткую, кожистую текстуру листьев с подвернутым краем у современных растений. К этому можно добавить более изрезанные по краю ископаемые листочки. В современной флоре известно 12 видов *Lomatia*, представленных крупными кустарниками и небольшими деревьями, распространенными на востоке Австралии, в Тасмании и в Южной Америке, преимущественно вдоль западных склонов Анд.

В ископаемом состоянии известно около десятка видов *Lomatia*, главным образом в Европейском палеогене и в позднем мелу Северной Америки, а также в области современного ареала рода на юго-востоке Австралии, описанных в основном во второй половине XIX в. Их систематическая принадлежность пока не подтверждена современными исследованиями. В 1908 г. P. Dusén описал, по сборам О. Норденшельда, 4 вида *Lomatia* из палеогеновых отложений о. Сеймур в Антарктике, в том числе *L. angustiloba* Dusén и *L. brevipinna* Dusen, близкие к современной *L. ferruginea* (табл. I, *11*). При более поздних работах палеоботаников на о-ве Сеймур (Doktor et al., 1995) подобные остатки не были обнаружены. Зато еще один антарктический вид *Lomatia* — *L. insularis* Dusén — был найден на о-ве Кинг Джордж, п-ов Ардели и опубликован G. Orlando в 1963 г.; он же описал отсюда новый вид — *L. antarctica* Orlando (Orlando, 1963). Два последних вида сильно отличаются по морфологии листьев от *L. preferruginea* и должны быть сближены с другими современными аналогами.

Таким образом, в ископаемой флоре Антарктики вероятно присутствие следующих видов рода *Lomatia*: *L. angustiloba* Dusén (о-в Сеймур), *L. preferruginea* Berry (о-в Кинг Джордж, п-ов Файлдс), *L. antarctica* Orlando (о-в Кинг Джордж, п-в Ардели).

Материал: колл. БИН 1534, обр. 17, 46, 72, 74, 82, 106, 184, 222, 226, 346, 349, 387; отпечатки фрагментов листьев и отдельных листочков.

Telopea R. Br.

Telopea palifolia Budants. sp. nov.

Табл. II, *1—5*; III, *1—9*

Holotype: leaf impression, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica), coll. 1534 [BIN], specimen 71. Pl. 2, fig. 1.

Leaves are simple, entire, oblong, in lower half sharply narrowed, the base of blades is narrowly cuneate, deccurent to petiole, apex is obtuse-rounded, margin in the lower third of blade is entire, in the upper third — toothed, teeth are large with sharp apexes. Venation is pinnate; lower veins depart under sharp angles, run along margin of a blade and join to ramifications of the following pairs of lateral veins, the last depart under less sharp angle. Upper lateral veins (4—5 pairs) are very thin, sinuate, furcated on the ends, the endings run to the apexes of the teeth or to sinuses between them. Very thin sinuate intermediate veins run between upper lateral ones, not reaching the margin of a blade.

Голотип: отпечаток листа, о-в Кинг Джордж (Южные Шетландские острова, Антарктика), колл. БИН РАН 1534, обр. 71. Табл. II, *1*.

Листья простые цельные, продолговатые, в нижней половине резко суженные, основание пластинок узкоклиновидное, низбегающее к черешку, верхушка притупленно-закругленная, край в нижней трети пластинки цельный, в верхней — зубчатый, зубцы крупные, с острыми вершинами, со слегка вогнуто-выпуклыми сторонами и закругленными межзубцовыми выемками. Жилкование перистое; нижние жилки отходят под острыми углами, следуют вдоль края пластинки и соединяются с ответвлениями следующих пар жилок, отходящих под менее острым углом. Верхние боковые жилки в числе 4—5 пар, очень тонкие, извилистые, на концах вильчато ветвящиеся, окончаниями проходящие в вершины зубцов или в синусы между ними. Между верхними боковыми жилками проходят очень тонкие извилистые промежуточные жилки, не достигающие края пластинки. Жилки более высоких порядков образуют нерегулярную сеточку с разновеликими угловатыми ячейками.

Перечисленным морфологическим признакам ископаемых листьев вполне отвечают таковые у современного вида *Telopea speciosissima* R. Br., произрастающего в Новом Южном Уэльсе, Австралия (табл. II, *6—9*). Некоторое сходство с антарктическим видом проявляет ископаемый вид протейных — *Roupala patagonica* Durango de Cabrera et Romero из раннего эоцена Аргентины (Gonzalez et al., 2007). Но листья у аргентинского вида сложно-перистые, а листочки с похожими низбегающими основаниями и крупными краевыми зубцами имели острые, а не притупленные верхушки. В современной флоре *Telopea* насчитывает 3 вида крупных кустарников, с пучками кожистых листьев на верхушках побегов. До сих пор виды этого рода в ископаемом состоянии не были известны.

Материал: колл. БИН 1534, обр. 35, 71, 147, 166, 186, отпечатки листьев и их фрагментов.

Knightia R. Br.

K. andreae Dusén

Табл. IV, *1—8*

1908. *Knightia andreae* Dusén, Tertiäre Flora Seymour-Insel: 7, Taf. 1, Fig. 7, 9, 11; 1995. *Knightiophyllum andreae,* Zastawniak in: Doktor, Gazdzicki and oth.: 137, pl. 33, fig. 1 a, b, 2; text-fig. 6: 1—9; 7: 1—3; 1908. *Illicium* sp. (1), Dusén, ibid.: 5, Taf. 2, Fig. 14; 1908; *Illicium* (2), Dusén, ibid.: 6, Taf. 2, Fig. 16.

Лектотип: отпечаток неполного листа, о-в Сеймур, Антарктика, Dusén, 1908, cit.: 7, Taf. 1, Fig. 7.

Листья простые цельные эллиптические, узкоэллиптические, 5—8 см дл., 1.5—3 см шир., в основании клиновидные, на верхушке острые, слегка приостренные, по краю зубчатые, зубцы с выпуклыми спинками, на вершинах коротко-заостренные, межзубцовые выемки в основании более или менее закругленные. Жилкование перистое, полукраспедодромное: боковые жилки на концах вильчато разветвляются, оканчиваются частично в краевых зубцах или соединяются между собой неровными петлями, а в зубцы проходят короткие внешние ответвления. Между боковыми проходят промежуточные жилки, более тонкие, своими окончаниями соединяющиеся с ответвлениями основных жилок. Жилки высоких порядков образуют густую сеточку с полигональными ячейками.

Впервые для Антарктики (о-в Сеймур) отпечатки фрагментов листьев этого вида были описаны Dusén (1908). Позднее, уже в наше время, на о-в Сеймур были собраны почти полные листья того же морфотипа, описанные и изображенные Е. Заставняк как новая комбинация — *Knightiophyllum andreae* (Dusén) Zastawniak comb. n. (Doktor et al., 1995). Кроме того, Заставняк включила сюда в качестве синонимов два вида *Illicium* (sp. 1, sp. 2), приведенные Дусеном. Поясняя замену естественного рода *Knightia* искусственным *Knightiophyllum,* Заставняк указывает на недостаточность для определения принадлежности к современному таксону только остатков листьев, хотя положение в семействе протейных этого рода не вызывает сомнения. Мне представляется, однако, что такая осторожность при установлении родового тождества ископаемого и современного таксонов в этом случае не вполне оправдана. Тем более, что здесь же, как пишет Заставняк, в спорово-пыльцевом комплексе обнаружена пыльца типа *Knightia excelsa* R. Br.

На о-ве Кинг Джордж отпечаток почти полного узкоэллиптического, пильчатого по краю листа cf. *Knightia andreae* описала и изобразила Т. Torres Gonzalez в рукописи докторской диссертации (1990 г.).

В современной флоре 3 вида рода *Knightia* распространены в Новой Зеландии и Новой Каледонии. Центральный новозеландский вид рода *K. excelsa* R. Br. (sect. *Euknightia* Engl.) — крупные деревья с довольно изменчивыми по форме и размерам кожистыми, короткочерешчатыми, по краю пильчатыми листьями (табл. IV, *9—11*).

Материал: колл. БИН 1534, обр. 85, 93, 299, 381а, отпечатки листьев и их фрагментов.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность моим коллегам — сотрудникам БИН РАН В. А. Николаеву, Ю. Е. Петрову, М. П. Андрееву, Ю. К. Новожилову, Д. В. Громыко за поиски и сборы остатков ископаемых растений на о-ве Кинг Джордж, Антарктика.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-01445).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Berry E. W. Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina // Geol. Soc. Amer., spec. pap. N 12. 1938. 149 p.

Doktor M., Gazdzicki A., Jerzmanska A. et al. A plant-and-fish assemblage from the Eocene La Mesta formation of Seymour island (Antarctic peninsula) and its environmental implications. // Palaeont. Polonica. 1996. N 55. P. 128—145.

Dusén P. Über die Tertiäre Flora der Seymour-Insel // Wissenschaft. Südpoloar-Exsped. 1901—1903. Bd 3, Lf. 3. Stocholm, 1908. 27 S.

Gonzalez C. C., Gandolfo M. A., Zamaloa M. C. et al. Revision of the Proteaceae macrofossil record from Patagonia, Argentina // Bot. Rev. 2007. Vol. 73. N 3. P. 235—266.

Gothan W. Die fossilen Hölzer von der Seymour und Snow Hill Insel // Wissensch. Ergeb. Schwedisch Sudpolar Exped. (1901—1903). 1908. Vol. 3. N 8. S. 1—33.

Hill A. W. Antarctica and problems in geographical distribution // Intern. Congr. Plant Sci., Proc. 1929. Vol. 2. P. 1477—1486.

Orlando H. A. La flora fosil en las immediaciaciones de la Peninsula Ardely, isla 25 de Mayo, islas Schetland del Sur // Contrib. Inst. Antarct., Argentina, 1963. N 79. P. 1—17.

Seward A. C. Antarctic fossil plants. Brit. Antarct. Terra Nova Exped. 1910 // Nat. Hist. Rep. Brit. Mus. Nat. Hist. 1914. Vol. 1. N 1. P. 1—149.

Torres Gonzalez T. Etude paleobotanique du tertiare des Isles Roi Georgies et Seymour, Antarctique. MS. Lyon, 1990.

Unger F. Neu Holland in Europa. Wien, 1861. 72 S.

Zastawniak E. Tertiary leaf flora from the Point Hannequin Group of King George Islands, Antarctica) // Studia Geol. Polonica. 1981. Vol. 72. P. 97—108.

Zastawniak E. Upper Cretaceous leaf flora from the Blazyk Moraine (Zamek Formation), King George Island, South Schetland Islands, West Antarctica // Acta Palaeobot. 1994. Vol. 34. P. 119—163.

Zastawniak E., Wrona R., Gazdzicki A., Birkenmajer K. Plant remains from the top part of the Point Hennequin Group (Upper Oligocene), King George Island (South Shetland Islands, Antarctica) // Studia Geol. Polonica. 1985. Vol. 81. P. 143—164.

SUMMARY

Researches from the Komarov Botanical Institute participated in the Russian Antarctic expeditions, and over different years have gathered an extensive collection of fossil tertiary plants of King George Island, among which *Proteaceae* from the genera *Lomatia* R. Br., *Telopea* R. Br., *Knightia* R. Br. take outstanding place. The taxonomic description of these taxa is given in the article. The history of study of Antarctic paleoflora is also given in brief in the context of ancient plants dispersal in the Southern Hemisphere.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Г. П. Яковлев, А. Е. Бородина-Грабовская

ПАМЯТИ ВАЛЕРИЯ ИВАНОВИЧА ГРУБОВА (1917—2009)

G. P. YAKOVLEV, A. E. BORODINA-GRABOVSKAYA. IN MEMORIAM: VALERIY IVANOVICH GRUBOV (1917—2009)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 03.04.2009

Завершился жизненный путь большого российского ботаника Валерия Ивановича Грубова. Он скончался 2 февраля 2009 г. в С.-Петербурге, не дожив одного дня до 92 лет. Родился В. И. 3 февраля 1917 г. в г. Сольцы на Новгородчине. Здесь он получил начальное образование, а с 13 лет продолжил учебу уже в Ленинграде, где окончил среднюю школу, а затем Ленинградский государственный университет (ЛГУ) по кафедре ботаники (1935—1940). Уже в студенческие годы он получил научное «крещение», побывав в экспедиции в предгорьях Кузнецкого Алатау (1937). Результатом этой поездки была первая научная статья «О состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау», опубликованная в журнале «Советская ботаника» в 1940 г. Вторая научная публикация появилась лишь в 1949 г., и между этими двумя датами и в стране, и в жизни В. И. было много драматических и по-человечески важных и тяжелых событий.

В октябре 1940 г., после окончания университета и нескольких месяцев работы в Торфяной экспедиции в г. Кировске, В. И. был принят на должность младшего научного сотрудника в Ботанический сад Ботанического института (БИН) АН СССР. Садом в то время заведовал Сергей Яковлевич Соколов (среди коллег — СЯСь). Он доверил В. И. научное кураторство оранжерейных коллекций. По воспоминаниям О. А. Связевой, у В. И. и Соколова сразу же установились хорошие деловые и дружеские отношения, которые продолжались до смерти С. Я. Соколова в 1971 г.[1]

В мае 1941 г. В. И. был призван на военную службу и уже с первого дня войны в звании младшего лейтенанта находился в строю. В августе 1941 г. он был тяжело ранен близ ст. Чудово и затем вместе с госпиталем эвакуирован из Ленинграда в Пермь (тогдашний Молотов). После годичного лечения его признали негодным к военной службе и демобилизовали. В мае 1943 г. В. И. восстанавливается в Ботаническом институте (который в годы эвакуации находился в Казани) и временно, на несколько месяцев, командируется в Уфу в Институт ботаники УССР.

---

[1] О. А., хорошо знавшая и работавшая с В. И., вспоминает: «Валерий Иванович после скоропостижной смерти С. Я. предложил мне свою помощь в продолжении работы начатой С. Я. Вряд ли он предполагал тогда, какой колоссальный труд взваливает на свои плечи… Он думал лишь о том, что начатую С. Я. работу следует завершить». Удалось окончательно завершить эту работу — трехтомник «Ареалы деревьев и кустарников СССР», где В. И. был ответственным редактором, — лишь в 1986 г.

В. И. Грубов. 1985 г.

В те годы здесь проводились работы по изучению растительного покрова Башкирии и, в частности, готовился «Определитель растений Башкирской АССР». В этой работе В. И. принял самое активное участие.[2]

С 1 января 1944 по апрель 1947 г. Валерий Иванович обучается в аспирантуре. Руководил аспирантом крупный отечественный ботаник Б. К. Шишкин, после смерти В. Л. Комарова в 1945 г. продолживший издание «Флоры СССР». За недолгие годы аспирантуры В. И. выполняет большое исследование, озаглавленное «Монографический обзор рода *Rhamnus* s. l.». Это исследование, одна из немногих в то время отечественных работ, выполненных, как принято говорить, в мировом объеме, стало кандидатской диссертацией В. И. Диссертация была защищена уже в Ленинграде в апреле 1947 г. Позднее в 1949 г. на основе диссертации в 14-м томе «Флоры СССР» появилась обработка рода *Rhamnus*. Выполненная работа поставила В. И. в ряд способных молодых ботаников-исследователей, призванных пополнить поредевшие за годы войны и блокады ряды «биновцев». В силу каких-то «штатных» причин, он довольно долго, с 1947 по 1955 г., работает в группе палеоботаников, а после смерти в 1953 г. их руководителя А. Н. Криштофовича временно возглавляет это подразделение и признан палеоботаниками «своим». В. И. в те го-

---

[2] В завершенном виде «Определитель...» появился много позже — в 1966 г. — под совместной редакцией Б. К. Шишкина (тогда уже покойного) и В. И. Грубова.

В. И. Грубов (слева) и М. Э. Кирпичников (справа). БИН, 1995 г.

ды входит в авторский коллектив по переработке и подготовке к печати труда, выполненного еще до войны И. В. Палибиным, К. К. Шапаренко и А. В. Ярмоленко — «Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане». В этой монографии (теперь это классика!), которой открылось издание серии «Палеоботаника» (1956 г.), В. И. переработал материал и написал новые тексты для ряда семейств. Научная судьба В. И. также постепенно проясняется. Он работает в группе палеоботаников, но уже в 1947 г. приглашен на сезон полевых работ в Монгольскую сельскохозяйственную экспедицию в качестве флориста. После двух лет полевых работ в МНР В. И. совместно с А. А. Юнатовым публикует в 1952 г. в Ботаническом журнале первый очерк по флоре Монголии «Основные особенности флоры Монгольской Народной Республики в связи с ее районированием», а в 1954 г. предлагает «усовершенствованный» вариант этого районирования. В 1955 г. В. И. публикует «Конспект флоры МНР», который почти 30 лет останется единственным пособием по флоре Монголии.

В 1951 г. появляется распоряжение о назначении «палеоботаника» В. И. Грубова куратором сектора Центральной и Восточной Азии Гербария БИН. Теперь судьба В. И. окончательно решена. Он «объявлен» систематиком и флористом и фактически «приписан» к Центральной Азии.

Следует сказать, что в 1950-х годах в БИН сложилась «могучая кучка» очень сильных молодых ботаников, куда помимо В. И. входили В. П. Бочанцев, М. Э. Кирпичников,[3] Д. В. Лебедев, С. Ю. Липшиц и др.

Теперь сложно, да и вряд ли нужно обсуждать, как складывались личные и научные взаимоотношения «могучей кучки» со «стариками», т. е. с теми, кто начинал «Флору СССР» до войны, но в биновских анналах сохранилось их прозвище — «младотурки». Теперь по прошествии многих лет можно утверждать, что это было блестящее время БИН. «Младотурки» оказались на уровне «стариков» и «Флора СССР» была закончена в 1964 г. единым коллективом.

---

[3] В книге А. А. Гроссгейма «В горах Талыша» (1948) М. Э. Кирпичников фигурирует под странным именем Емельяна Павловича Сухотина, а аспирант Ольга Александровна Крыловская — ныне здравствующая И. А. Ильинская.

В. И. Грубов (справа) и В. Б. Сочава (слева) в Японии. 1966 г.

И все же на одном чисто научном моменте хотелось бы остановиться. Напомним, что значительная часть обработок «Флоры СССР» основана на признании концепции вида sensu stricto, предложенной и разработанной В. Л. Комаровым. Это виды-расы, объединяемые затем в ряды, которым придано определенное эволюционное значение. Однако по мере работы над «Флорой» становилось понятным, что природа не всегда укладывается в предписанные стандарты. Разумеется, «бунта на корабле» не произошло, но ряд ботаников в обработках послевоенных томов «Флоры» заметно отходил от заданной схемы. Не избежал этого и В. И. Впервые это проявилось при обработке рода *Valeriana* («Флора СССР», Т. 23, 1958). Формальность была соблюдена — обнародованы ряды, но вот классическая *Valeriana officinalis* L. — это уже вид sensu lato. Об этом тогда говорили в биновских кулуарах, но научный «окрик» пришел со стороны. В монографии по роду *Valeriana* крупного московского ботаника-систематика и флориста В. Н. Ворошилова доказывалось, что вид *V. officinalis* s. l. может и должен рассматриваться как серия видов sensu stricto. И это доказывал Ворошилов — сам сторонник политипической концепции.

Между тем научные интересы В. И. заметно смещались в сторону Центральной Азии. Этому способствовали монгольские экспедиции, а также обработки новых коллекций, собранных в различных центральноазиатских совместных экспедициях российскими и китайскими ботаниками (В. С. Моисеенко, А. А. Юнатовым, М. П. Петровым и др.).

Значительный опыт флористической работы В. И. приобрел, участвуя в нескольких широких комплексных экспедициях в Казахстане (1955, 1957, 1958 и 1960), организованных И. П. Герасимовым и Е. М. Лавренко.

В 1959 г. вышла в свет небольшая, но чрезвычайно емкая по содержанию монография «Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии». В монографии В. И. сумел обобщить всю сумму тогдашних знаний по растительному покрову Центральной Азии, которую он понимал как огромный регион (подобласть области Древнего Средиземноморья), включающий территорию от

На 90-летнем юбилее. В. И. Грубов и О. И. Старикова. БИН, 2007 г.

низовий Волги до Большого Хингана на северо-востоке от Тянь-Шаня и восточного Памира до верховий великих рек Восточной Азии на юге. В этой работе проявилась в максимальной степени оригинальность взглядов, эрудиция и блестящая память В. И. Как и любая большая работа, она подверглась серьезной критике, прежде всего со стороны А. А. Юнатова, указавшего на не совсем естественное причленение к Центральной Азии регионов Северного Турана и Джунгарии, отчасти — со стороны флористов и систематиков, сомневавшихся в необходимости причисления к Центральной Азии Цинхая и Южного Тибета. Но в целом основы районирования Центральной Азии, заложенные в схеме, предложенной В. И., прошли испытание временем и признаны авторитетами. Они также легли в основу его докторской диссертации, защищенной по обобщающему докладу в 1961 г. в Алма-Ате.

Почти сразу после защиты докторской В. И. приступает к подготовке нового многотомного труда, обобщающего все сведения по флоре зарубежной Центральной Азии. Именно этот труд стал в конечном итоге главным делом его жизни. Уже в 1963 г. вышел в свет первый выпуск сводки «Растения Центральной Азии (по материалам Ботанического института им. В. Л. Комарова)». В этом выпуске сформулированы основные принципы и методы работы, определены критерии понимания вида и внутривидовых таксонов. В первый выпуск включена и замечательная по полноте сводка литературы по флоре и растительности Центральной Азии, которой ботаники и географы пользуются и по настоящее время. Сама обработка растений Центральной Азии начата В. И. в этом томе с папоротников. Позднее справочный аппарат издания был значительно пополнен в 6-, 7- и 15-м выпусках. В 7-м выпуске

«Растений Центральной Азии» В. И. обосновал некоторые существенные изменения в районировании Центральной Азии; в частности, был исключен флористический район Прихинганья, отнесенный к Северной Монголии. В настоящее время в свет вышли 19 выпусков «Растений Центральной Азии», в том числе выпуски 8-й с литерами а, б, в и 14-й с литерами а и б. Часть выпусков переведена за рубежом на английский язык.

Говоря об этой выдающейся работе В. И., не можем не упомянуть о его добром друге и жене Ольге Ивановне Стариковой. О. И. родилась в Харбине и превосходно владеет китайским языком. Именно она оказала В. И. весьма важную помощь в переводе китайских текстов и интерпретации ряда материалов, собранных в различных экспедициях на территории Китая.

Казалось бы, столь значительное издание требует полного сосредоточения и исключает проведение других крупных работ. Однако в те же годы В. И. публикует важный очерк о растительном покрове центрально-азиатской части Китая в сводке по физической географии КНР (1964). Позднее В. И. возобновляет издание, начатое еще В. Н. Сукачевым и И. В. Палибиным «Флора Забайкалья», прекратившееся в 1950-х годах. Совместно с сотрудниками он публикует 2 последних выпуска (7 — 1975 г., 8 — 1980 г.) этой региональной флоры, для которых сам обрабатывает 13 семейств.

В 1970 г. В. И. возобновил полевые работы в Монголии. Естественно, сразу стали обнаруживаться многочисленные флористические находки. Это потребовало организации оперативной информации о них. В период с 1971 по 1978 г. В. И. опубликовал 8 дополнений к флоре МНР.

Тогда же в середине 1970-х годов параллельно с работой над «Растениями Центральной Азии» В. И. начал готовить пособие для всей территории Монголии. В 1982 г. был опубликован огромный том объемом 64 печатных листа с прекрасным атласом иллюстраций — «Определитель сосудистых растений Монголии» — настольная книга всех изучающих флору Монголии. В «Определитель...» было включено 2239 видов, относящихся к 599 родам и 113 семействам. В атласе было дано изображение 663 видов. Практически весь этот колоссальный труд был выполнен лично В. И.

С выходом этой сводки МНР по уровню флористической обследованности сравнялась с наилучшим образом исследованными странами Азии. За эту работу президиум Академии наук СССР присудил В. И. Грубову в 1987 г. премию им. В. А. Комарова.

В своих теоретических публикациях 1970—1980 гг. В. И. детально рассмотрел вопрос о флористических взаимоотношениях Центральной и Восточной Азии и показал глубокое и давнее несходство флор этих регионов. В возникшей научной дискуссии он имел блестящих оппонентов в лице Е. В. Вульфа и М. М. Ильина, высказывавших противоположные суждения. Говоря о флоре Монголии, В. И. подчеркивает небольшую роль автохтонных эндемиков в составе флоры Монголии, но указывает на наличие многочисленных центральноазиатских эндемиков. В последнем опубликованном выпуске «Растений Центральной Азии» (2008) помещена статья В. И., его лебединая песнь — «Заключение к флористической сводке „Растения Центральной Азии" (реабилитация монгольской флоры)». Он последним взором осматривает свою любимую Центральную Азию.

Немного об административной деятельности В. И. С 1977 по 1986 г. он заведует Гербарием высших растений БИН. В наступавшие годы «бедноты» СССР он стремился к максимальному пополнению гербарных фондов, и много сделал для организации научной и технической обработки коллекционных материалов. Его собственные сборы за годы многочисленных экспедиций на Кавказ, в Закарпатье, Казахстан, Среднюю Азию, на Алтай и в Туву и конечно же в Монголию (В. И. полагал, что там собрано более 10 000 листов) существенно пополнили гербарий БИН. Много сил В. И. отдавал чисто организационной работе в Гербарии. В конце 1950—начале 1960-х годов им была проведена огромная работа по выделению типовых образцов среди коллекций, хранящихся в секторе Центральной и Восточной Азии. Позднее эта работа была продолжена его учениками (публикации 2000 и 2004 гг.). В 1979—1987 гг. В. И. был редактором «Новостей систематики высших растений» (Т. 16—24).

Общение с В. И. не всегда было простым, его четкие и порой жесткие требования, на выполнении которых он всегда твердо настаивал и выполнял сам, иногда раздражали коллег. И все-таки оба ботаника, пишущих эти воспоминания, хорошо знавшие В. И. и много общавшиеся с ним, хотели бы сказать: большая личность, большой ученый, блестящий монограф-систематик и флорист, у которого каждый мог научиться тому, что его интересовало, что он находил для себя полезного и важного.

Труды В. И. продолжили славные традиции, идущие от Н. С. Турчанинова, А. А. Бунге, К. И. Максимовича, В. Л. Комарова, укрепили роль русских ботаников в познании флоры и растительности аридной Азии.

Будем надеяться, что живой научный интерес и энергия в деле познания флоры Монголии и Центральной Азии не иссякнет, что ученики и последователи продолжат его дело.

Похоронен Валерий Иванович Грубов на Северном кладбище в Санкт-Петербурге.

Известность и авторитет В. И. наглядно проявились в названиях растений, носящих его имя: *Juncus grubovii* Novikov, *Polygonum valerii* A. Skvorz., *Nanophyton grubovii* Pratov, *Torularia grubovii* Botsch., *Erysimum grubovii* Botsch., *Corydalis grubovii* Mikhailova, *Thermopsis grubovii* Czefr., *Chesneya grubovii* Yakovl., *Oxytropis grubovii* Ulzij., *O. valerii* Vass., *Astragalus grubovii* Sancz., *Seseli grubovii* V. Vinogr. et Sancz., *Limonium grubovii* Lincz., *Ajania grubovii* Muld., *Artemisia grubovii* Filat., *Saussurea grubovii* Lipsch. и др.

Членство в советах

Член президиума Всесоюзного ботанического общества; член Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

Звания и награды

Профессор (1979); лауреат премии им. В. Л. Комарова (1987), Заслуженный деятель науки Российской Федерации (1996), почетный д-р наук АН Монголии (2004), Почетный профессор Монгольского Университета (2007)

Награды военные

Орден «Красной звезды» (1970)
Орден «Отечественной войны I степени» (1985)
Медаль «За победу над Германией» (1945)

Награды трудовые

Медаль «За трудовую доблесть» (1947)
Медаль «Дружба» (МНР) (1969)
Медаль и почетная грамота, за успехи в науке (МНР) (1990)
Медаль «Ветеран труда» (1985)
Золотая медаль ВДНХ (1987)

Основные экспедиции и поездки В. И. Грубова

1937 — Западная Сибирь: Кузнецкий Алатау, р. Томь
1938 — р. Урал от Уральска до Лбищенска (ныне Чапаев)
1939 — Вост. Казахстан: Калбинский хребет.
1940 — Кольский п-ов: Хибинская и Ловозерская тундры, Умбозеро
1943 — Башкирия, Южный Урал, хр. Зигальга
1946 — Предкавказье: верховье р. Лабы
1947 — Монголия: Вост. Хангай
1948 — Монголия: Зап., Вост. и Центр. Гоби
1949 — Закарпатье
1955 — Трансказахстанская экспедиция: от Уральска до Тарбагатая и от Тарбагатая до Гурьева (ныне Атерау)
1956 — Азербайджан: Баку
1957 — Центр. Казахстан
1958 — Центр. Казахстан
1960 — Центр. Казахстан
1964, 1965 — Зап. Африка (Гана), Рим, Чехословакия
1965 — Таджикистан
1966 — Япония: Токио, Камакура
1967 — Киргизия: Сев. и Центр. Тянь-Шань
1968 — Зап. и Вост. Памир
1970 — Монголия: Хэнтей и Монг. Даурия
1971 — Западная Монголия: Хангай, Монг. Алтай, Джунгарская Гоби, Гобийский Алтай
1974 — Тува
1975 — Приморье, Камчатка, Сахалин, Курильские острова
1976 — Тува, Саяны; Молдавия: Кишинев, Кодры, Тирасполь
1977 — Западная Сибирь, Алтай, Узбекистан
1978 — Вост. Казахстан: Вост. Тянь-Шань и Джунгарский Алатау
1979 — Монголия: Хэнтей и Монг. Даурия
1980 — Таджикистан и Монголия
1981 — Киргизия, Сев. Тянь-Шань и Джунгарский Алатау
1983 — Вост. Казахстан: хр. Чингизтау, Каракалинские горы; Украина: Канев; ГДР
1984 — Сев. и Вост. Казахстан, Тарбагатай
1985 — Вост. Казахстан: Джунгарский Алатау, Калбинский хребет, Алтай; Камчатка; Армения
1986 — Вост. Казахстан; Грузия: Лагодехи; Армения: Севан и Хосровский запов.; Белоруссия
1987 — Китай: Пекин, Хух-хото, хр. Дациньшань
1988 — Туркмения; Казахстан: Алма-Ата, Тянь-Шань

1989 — Монголия: Южн. и Вост. Гоби, Монгольская Даурия
1993 — Япония: Иокагама, Камакура
1997 — Южная Корея: Сеул — Тэджон

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. И. ГРУБОВА ПОСЛЕ 1987 г.[4]

1987. Новые виды рода *Oxytropis* DC. (*Fabaceae*) из Китая // Новости систематики высших растений. Т. 24. С. 134—140. (Совместно с И. Т. Васильченко).

К столетию со дня рождения Бориса Константиновича Шишкина // Бот. журн. Т. 72. № 7. С. 987—990.

1988. О состоянии гербариев в СССР. Там же. Т. 73. № 10. С. 1507—1511. (Совместно с Л. А. Сергиенко).

[Рец.:]. Флора Внутренней Монголии. Т. 1—8, 1977—1986. Там же. Т. 73. № 12. С. 1766—1771.

Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 8а (Бобовые). Л.: Наука. С. 3—4.

О двух памиро-тибетских остролодочниках (*Oxytropis* DC.) // Новости систематики высших растений. Т. 25. С. 108—109.

1989. Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 9 (Ивовые—Гречишные). Л.: Наука. С. 1.

Сем. *Betulaceae* S.F. Gray. Там же. С. 54—61.

Сем. *Fagaceae* Dum. Там же. С. 61—62.

Сем. *Moraceae* Link Там же. С. 66—67.

Сем. *Cannabaceae* Endl. Там же. С. 67—69.

Сем. *Urticaceae* Juss. Там же. С. 69—73.

Сем. *Santalaceae* R. Br. Там же. С. 73—76.

Сем. *Loranthaceae* Juss. Там же. С. 76.

Сем. *Aristolochiaceae* Juss. Там же. С. 76—77.

Таблица для определения семейств двудольных растений. Там же. С. 4—14.

Endemismus in der Flora der Mongolei // Erforsch. Biol. Res. MVR, Halle (Saale) 6. S. 87—90.

1990. Современное состояние знаний о флоре МНР. Экология и природопользование в Монголии. Тез. докл. Улан-Батор. С. 44—45.

О некоторых остролодочниках (*Oxytropis* DC., *Fabaceae*) из Центральной Азии, описанных А. Франше // Новости систематики высших растений. Т. 27. С. 92—94. (Совместно с Н. Улзийхутагом).

Флористические находки в Монголии в 1989 году // Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. Т. 95. № 6. С. 70—76. (Совместно с И. А. Губановым, Ш. Дарийма).

Desert steppes of northern Gobi and their botanical-geographical interpretation // Proceedings of the intern. symposium on grassland vegetation. Aug. 15—20, 1987, Huhhot, Beijing, China. P. 191—193.

1991. Карл Иванович Максимович (к 100-летию со дня смерти) // Бот. журн. Т. 76. № 2. С. 296—300.

1993. Сосудистые растения заповедника «Богдо-ула» (Северная Монголия) // Там же. Т. 78. № 8. С. 53—60. (Совместно с И. А. Губановым, Э. Гандболдом, Ш. Дарийма).

---

[4] Список работ, опубликованных до 1986 г., имеется в статье Р. В. Камелина «Валерий Иванович Грубов (к 70-летию со дня рождения)». Бот. журн. 1988. Т. 73. № 5. С. 747—756. (Совместно с Н. Улзийхутагом и И. А. Губановым).

Моисей Эльевич Кирпичников (к 80-летию со дня рождения) // Там же. Т. 78. № 7. С. 103—115.

1994. Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 10 (Аралиевые—Зонтичные). СПб.: Мир и семья. С. 3—4.

Philipp Franz von Siebold's botanical drawings and herbarium specimens in Russia // Siebold's Florilegium of Japanese Plants. Vol. 2. Tokyo. P. 27—33. (With M. E. Kirpicznikov).

[Рисунки и коллекция японских растений Ф. Ф. Зибольда в России // Там же. P. 63—72. (на японском яз.).

C. P. Thunberg and C. J. Maximowicz (Maximowicz's research into materials in japanese flora left posthumously by Thunberg) // Thunberg's Drawings of Japanese Plants. Tokyo. P. 335—346. (With M. E. Kirpicznikov).

The Dzungarian yellow-flowered species of *Limonium* (*Plumbaginaceae*) // Novon. Vol. 4. N 1. P. 31.

Generis *Gentiana* L. species novae e Tibetia // Journ. Japan. Bot. Tokyo.Vol. 69. N 4. P. 18—21.

1995. Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 11 (Щирицевые—Гвоздичные). СПб.: Мир и Семья. С. 3—6.

[Рец.:]. Flora of China. Vol. 17. *Verbenaceae* through *Solanaceae* Pekin; St.-Louis, 1994. 318 p. // Бот. журн. Т. 80. № 7. С. 116—119.

Разнообразие растительного мира // Экосистемы Монголии. М. (Совместно с Р. В. Камелиным и др.). С. 83—102.

1996. Памяти Моисея Эльевича Кирпичникова (18 VI 1913—18 V 1995) // Бот. журн. Т. 81. № 6. С. 115—119. (Совместно с Р. В. Камелиным и А. К. Сытиным).

[Ботанико-географическое районирование Центральной Азии] // Сб. переводов по биологии. Вып. 3. Инст. Биологии Цинхая. Ланьчжоу. (на китайск. яз.).

1998. Конспект парнолистниковых (*Zygophyllaceae*) Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Т. 31. С. 166—186.

Конспект рода *Anaphalis* DC. Центральной Азии // Там же. Т. 31. С. 245—251.

Введение. В кн.: М. Э. Кирпичников. Справочное пособие по систематике высших растений. III. С. 5—7. (Совместно с А. К. Сытиным).

О Кирпичникове М. Э. (18 VI 1913—18 V 1995). Там же. С. 9 — 16. (Совместно с Р. В. Камелиным и А. К. Сытиным).

Род Остролодочник (*Oxytropis* DC., *Fabaceae*). Растения Центральной Азии. Вып. 8 б. СПб.: Изд. СПХФА, Мир и семья-95. 90 с.

2000. Видообразование в группе *Zygophyllum fabago* s.l. (*Zygophyllaceae*) и гибридизационные воззрения М. Г. Попова // Бот. журн. Т. 85. № 1. С. 85—89.

Сотрудничество К. И. Максимовича с японскими ботаниками в изучении флоры Японии / Максимович и Макино. Makino Botanical Garden, Kochi, Shikoku, Japan. P. 10—15. (на яп. яз.). (Совместно с А. Е. Бородиной-Грабовской).

Предисловие // Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) СПб. Изд-во СПбГУ. С. 5—10.

Сем. *Rubiaceae* Juss. // Там же. С. 210—211.

Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 8в (Бобовые: *Astragalus* L.). СПб.: Мир и семья. С. 3—4. (Совместно с Н. Улзийхутагом).

Конспект рода *Cynanchum* L. (*Asclepiadaceae*) Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Т. 32. С. 133—134.

2001. Обзор семейства валериановых (*Valerianaceae*) Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Т. 33. С. 210—218.

Poljakovia Grub. et Filat. — новый род семейства *Asteraceae* // Новости систематики высших растений. Т. 33. С. 226—227.

Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 12 (Кувшинковые—Роголистниковые—Лютиковые—Барбарисовые—Луносемянниковые). СПб.: Изд. СПХФА. С. 3—5. (Совместно с А. Е. Бородиной-Грабовской).

Сем. *Menispermaceae* Juss. Там же. С. 149.

Сотрудничество К. И. Максимовича с японскими ботаниками в изучении Флоры Японии // Бот. журн. Т. 86. № 9. С. 148—153. (Совместно с А. Е. Бородиной-Грабовской).

2002. Конспект семейства жимолостных (*Caprifoliaceae*) Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Т. 34. С. 179—196.

7548. *Patrinia scabiosifolia* Fisch. ex Link // Список растений Гербария флоры России и сопредельных государств, издаваемого БИН РАН. Вып. 29. С. 150—153.

Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 13 (Свинчатковые—Горечавковые—Ластовневые). СПб.: Изд. СПХФА. С. 3—5.

Сем. *Plumbaginaceae* Juss. // Там же. С. 7—36.

Сем. *Oleaceae* Hoffmgg. et Link // Там же. С. 36—39.

Сем. *Buddlejaceae* Wilh. // Там же. С. 39—40.

Сем. *Gentianaceae* Juss. // Там же. С. 40—101.

Сем. *Menyanthaceae* Juss. // Там же. С. 101—103.

Сем. *Apocynaceae* Juss. // Там же. С. 103—106.

Сем. *Asclepiadaceae* R. Br. // Там же. С. 106—114.

2003. Конспект эдельвейсов (*Leontopodium* (Pers.) R. Br., *Compositae*) Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Т. 35. С. 188—197.

Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 14а (Сложноцветные (пупавковые)). СПб.: Изд. СПХФА. (Автор Н. С. Филатова). С. 3—6. (Совместно с Н. С. Филатовой).

2004. Предисловие. Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) Часть I (Япония и Корея) / М., СПб. Товарищество научных изданий КМК. С. 5—10. 189 с.

Конспект рода сушеница (*Gnaphalium*) Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Т. 37. С. 181—184.

Конспект девясилов (*Inula*) Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Т. 37. С. 185—190.

2006. Введение. В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 15 (Бигнониевые—Колокольчиковые). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 3—4.

Сем. *Lentibulariaceae* Rich. Там же. С. 24—25.

Сем. *Rubiaceae* Juss. Там же. С. 34—50.

Сем. *Caprifoliaceae* Juss. Там же. С. 50—71.

Сем. *Adoxaceae* Fritsch. Там же. С. 71—72.

Сем. *Valerianaceae* Batsch. Там же. С. 72—82.

Сем. *Dipsacaceae* Juss. Там же. С. 82—87.

Вторoе дополнение к библиографии по флоре и растительности Центральной Азии. Там же. С. 106—124.

2007. Предисловие // Растения Центральной Азии. Вып. 16 (Толстянковые — Камнеломковые). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 3.

2008. Заключение к флористической сводке «Растения Центральной Азии» (реабилитация Монгольской флоры) // Растения Центральной Азии. Вып. 14 б. (Сложноцветные (Цикориевые)). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 187—192.

СПИСОК КНИГ, ВЫШЕДШИХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ В. И. ГРУБОВА

Растения Центральной Азии. Вып. 8а—в — 16 (1988—2008).

Philipp Franz von Siebold's botanical drawings and herbarium specimens in Russia // Siebold's Florilegium of Japanese Plants, Tokyo. Vol. 1 (1993) a. 2, a & b (1994). (with Y. Kimura).

Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) // СПб. Изд. СПбГУ. 2000. 236 с. (авторы А. Е. Бородина-Грабовская, И. О. Бузунова, В. В. Бялт, В. М. Виноградова, В. И. Грубов, И. Д. Илларионова, Н. Н. Имханицкая, Т. В. Крестовская, М. А. Михайлова, В. В. Никитин, М. С. Новоселова, Т. Н. Попова, Л. М. Раенко).

Путеводитель по парку ботанического сада Ботанического института РАН. СПб.: Росток. СПб. 256 с. и 15 цв. табл. (отв. ред.). 2001.

ПЕРЕВОДЫ

Plants of Central Asia: Plant collections from China a. Mongolia. Vol. 1—14 a. (1999—2007). Enfield (NH) (U.S.A.), Plymouth (UK): Science publ.

Key to the vascular plants of Mongolia (with an atlas). Vol. 1: XV — 411; vol. 2: [7], 412—817. 2001. Enfield (NH) (U.S.A.), Plymouth (UK): Science publ.

Монголын гуурст ургамал таних бичиг (Зургиийн хамт) 2008. Улан-Батор. Ган принт. 504 с.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 7)

Стр.

ALGAE

Mallomonas striata var. balonovii Voloshko **var. nov.** 1071
Mallomonas striata var. getseniae Voloshko **var. nov.** 1073

PLANTAE FOSSILES

Telopea palifolia Budants. **sp. nov.** 1079

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 7)

Page

Geltman D. V. On the taxonomy of the *Euphorbia illirica* (*Euphorbiaceae*) affinity complex 921

Shamrov I. I. The morphological nature of gynoecium and fruit in *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*) 938

COMMUNICATIONS

Lyashenko O. A. Algal coenoses of the sand layer of the arenal zone in the Rybinsk Reservoir 962

Bardunov L. V. On the origin of the bryophytes 980

Glazkova E. A. Ornithocoprophilous flora and vegetation of the islands in the Gulf of Finland, the Baltic Sea 989

Yanchenko Z. A. Flora of vascular plants in the northwestern Putorana Plateau (the Lama Lake vicinity) 1003

Ipatov V. S. The ecological role of *Urtica dioica* (*Urticaceae*), *Aegopodium podagraria* (*Apiaceae*) and *Centaurea jacea* (*Asteraceae*) in meadow communities 1030

Degteva S. V., Dubrovsky Yu. A., Shubina T. P. Coenotic and floristic diversity of mountain birch forests and light forests in the northern part of Pechoro-Ilychsky Nature Reserve 1037

Rezchikova O. N. Current distribution and condition of *Taxus baccata* (*Taxaceae*) in the Sochi National park 1057

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Voloshko L. N. New taxa of the genus *Mallomonas* (*Chrysophyta*, *Synurophyceae*) from lakes of the Polar Ural 1068

Budantsev L. Yu. *Proteaceae* in the Tertiary flora of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica) 1076

OBITUARIES

Yakovlev G. P., Borodina-Grabovskaya A. E. In memoriam: Valeriy Ivanovich Grubov (1917—2009) 1082

Index of new plant names 1094

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 7)

Стр.

Гельтман Д. В. К систематике комплекса видов из родства *Euphorbia illirica* (*Euphorbiaceae*) 921
Шамров И. И. Морфологическая природа гинецея и плода у *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*) 938

СООБЩЕНИЯ

Ляшенко О. А. Альгоценозы толщ песка в пограничной зоне «вода—берег» Рыбинского водохранилища 962
Бардунов Л. В. К вопросу о происхождении мохообразных 980
Глазкова Е. А. Орнитокопрофильная флора и растительность островов Финского залива Балтийского моря 989
Янченко З. А. Флора сосудистых растений на Северо-Западе плато Путорана (окрестности озера Лама) 1003
Ипатов В. С. Эдификаторная роль *Urtica dioica* (*Urticaceae*), *Aegopodium podagraria* (*Apiaceae*) и *Centaurea jacea* (*Asteraceae*) в луговых сообществах 1030
Дегтева С. В., Дубровский Ю. А., Шубина Т. П. Ценотическое и флористическое разнообразие березовых криволесий и редколесий северной части Печоро-Илычского заповедника 1037
Резчикова О. Н. Современное распространение и состояние *Taxus baccata* (*Taxaceae*) в Сочинском национальном парке 1057

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Волошко Л. Н. Новые таксоны рода *Mallomonas* (*Chrysophyta*, *Synurophyceae*) из озер Полярного Урала 1068
Буданцев Л. Ю. Протейные (*Proteaceae*) в третичной флоре острова Кинг Джордж (Южные Шетландские острова, Антарктика) 1076

ПОТЕРИ НАУКИ

Яковлев Г. П., Бородина-Грабовская А. Е. Памяти Валерия Ивановича Грубова (1917—2009) 1082
Указатель новых названий растений 1094

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 7. 921—1096.